Filosofía de la Biología

PETER GODFREY-SMITH

FILOSOFÍA DE LA BIOLOGÍA es una introducción concisa, completa y accesible al fenómeno de la vida. Escrita por una indiscutible autoridad en la materia, está dirigida a filósofos y biólogos, pero también a psicólogos, sociólogos y a todo aquel lector interesado en cualquiera de las citadas especialidades. Este libro brinda una cobertura sofisticada e innovadora sobre los temas centrales y muchos de los últimos desarrollos en el campo de la biología.

Rastreando la historia de los grandes debates e ideas que conformaron la filosofía de la biología, Peter Godfrey-Smith proporciona las claves que demuestran que ésta es la disciplina más interesante de la escena presente del pensamiento, y la que está destinada a conformar las líneas maestras de la reflexión futura.

La obra examina en profundidad la posibilidad de captar el fenómeno biológico en modelos teóricos, así como la aplicación del proceso de evolución por selección natural al cambio en las ideas, la cultura y otros fenómenos sociales. Organismo, especie, teleología, cooperación, naturaleza humana, el papel de la información y la comunicación en la vida, son sólo algunos de los asuntos que Godfrey-Smith aborda con elegancia de estilo y una inmensa capacidad pedagógica.

Peter Godfrey-Smith

Filosofía de la biología

ePub r1.0
Titivillus 06.10.2024

Título original: *Philosophy of Biology*
Peter Godfrey-Smith, 2014
Traducción: Borja Villa Pacheco

Editor digital: Titivillus
Escaneo, OCR y primera edición digital: xenornis
ePub base r2.1



Índice de contenido

A David Hull (1935–2010)

PREFACIO

Este libro fue escrito principalmente para dos tipos de lectores: estudiantes de filosofía y biólogos interesados por las cuestiones filosóficas que rodean su trabajo. Escribir para ambos tipos de lectores conlleva la necesidad de exponer la situación tanto desde el lado filosófico como desde el biológico, por lo que es de esperar que esto haga el libro más accesible a aquellos que no parten de conocimientos previos en ninguno de los dos campos.

Las referencias relevantes para la línea principal de la argumentación se encuentran en el texto y en notas a pie de página. Las secciones «Lecturas adicionales», al final de cada capítulo, sobre todo recogen obras con diferentes aproximaciones junto con estudios y recopilaciones, que a veces repito cuando la referencia es especialmente importante en un capítulo determinado.

Para escribir este libro me he beneficiado de las aportaciones de estudiantes de las universidades de Stanford, Harvard y la City University de Nueva York. También estoy agradecido por los comentarios que hicieron a un borrador anterior de este libro a Marc Ereshefsky, Arnon Levy, John Matthewson, Thomas Pradeu, Jane Sheldon, Derek Skillings, Elliott Sober, Kim Sterelny, el grupo de investigación de Michael Weisberg en la Universidad de Pensilvania, Kritika Yegnashankaran y a un lector anónimo de la editorial. Estoy agradecido por comentarios que me ayudaron con capítulos y asuntos particulares a Guillaume Beaulac, Karen Bennett, Austin Booth, Herb Gintis, Andreas Keller, Ben Kerr, Enoch Lambert, David McCandlish, y Adam See. Brett Calcott y Eliza Jewett-Hall me ayudaron con los números. Gracias a Rob Tempio de Princeton por su paciencia y por su ayuda en diferentes estadios.

El libro está dedicado al difunto David Hull, pionero en este campo y fuente constante de inspiración.

Nueva York
Marzo de 2013

1. FILOSOFÍA Y BIOLOGÍA

Para dilucidar cómo se relacionan la filosofía y la biología y qué pueda ser la filosofía de la biología, dependemos en gran medida de las respuestas que demos a ciertas cuestiones generales acerca de la naturaleza de la filosofía y cuáles son sus objetivos. El mejor resumen en una sola frase de lo que pretende la filosofía fue dado por Wilfrid Sellars en 1962: la filosofía se ocupa en comprender «cómo las cosas, en el sentido más amplio posible de la palabra, y cómo están relacionadas entre sí, asimismo en el sentido más amplio posible de la palabra(1)». La filosofía apunta a una imagen general de cómo es el mundo y cómo encajamos en él.

También la ciencia intenta dilucidar cómo encajan unas cosas con otras. La filosofía lo hace de un modo especialmente amplio, pero la amplitud es una cuestión de grado. A consecuencia de ello hay ciertos trabajos filosóficos que acaban solapándose con la ciencia; no hay una frontera nítida entre las dos. La filosofía también se solapa con otros campos, como la política, el derecho o las matemáticas. En su relación con la ciencia, la filosofía también ha funcionado a menudo como una «incubadora» de ideas teóricas, un lugar donde pueden desarrollarse de un modo especulativo mientras se encuentran en una forma que no puede ser comprobada empíricamente. Muchas teorías que hoy nos encontramos en psicología o lingüística, por ejemplo, tienen sus orígenes en la filosofía. Pero considero que este papel de incubadora es algo secundarlo y separado del papel expresado en la cita de Sellars.

1.1. ¿Qué es la filosofía de la biología?

Dada esta imagen de la filosofía, ¿qué relación tiene con la biología? El mundo de las cosas vivas, como nosotros mismos, otros animales, las plantas y las bacterias, es una parte de esa totalidad que «está relacionada» con el resto de las cosas de algún modo, por seguir usando la expresión de Sellars. Otra parte de la totalidad es

la *investigación* humana del mundo vivo, incluida la práctica científica. A continuación se muestran algunos ejemplos de cuestiones filosóficas que surgen en la biología y en torno a ella, aproximadamente en el orden en que aparecen en este libro.

Aunque la biología moderna parece habernos proporcionado una buena comprensión del mundo vivo, en gran parte lo ha hecho sin tener que describir el mundo en términos de *leyes*, como hacen muchas otras ciencias. ¿Esto se debe a que la materia de estudio de la biología es especial, a que esta ciencia está menos avanzada o será que sí que hay muchas leyes en biología, pero no las estamos llamando así? Éste es uno de los temas que se abordan en el segundo capítulo de este libro, en el que se explora tanto el papel de las explicaciones «mecanicistas» en biología, como el papel de modelos teóricos que parecen alejarse de la realidad, aunque intenten ayudarnos a comprender el mundo empírico.

A continuación, el libro pasa a tratar el tema de la evolución, dedicando el tercer capítulo a la parte más controvertida de la teoría evolutiva, la idea de Darwin de la *selección natural*. Surgen muchos interrogantes acerca de qué puede ser explicado en términos de selección y en términos de la idea asociada de «aptitud» biológica. La última parte del capítulo se centra en la aplicación de las ideas evolutivas más allá de las fronteras habituales de la biología; se han aplicado las ideas darwinistas, por ejemplo, al cambio de prácticas en el interior de una cultura, o a las ideas que le rondan a una persona por la cabeza. Estas aplicaciones del pensamiento darwinista, ¿son sólo vagas metáforas o resulta que el cambio por selección natural es una característica universal de todo sistema biológico, social y psicológico?

Uno de los modos de pensar acerca de los seres vivos que ha sido más influyente históricamente, y a la vez más potente desde un punto de vista psicológico, ha sido el que lo hace en términos de *propósitos* y *funciones*. La biología moderna, con su combinación de aproximación mecanicista, de abajo arriba, a los procesos biológicos y la consideración evolutiva de cómo los seres vivos llegan a ser lo que son, tiene una relación incómoda con este tipo de pensamiento. Esta combinación de perspectivas, ¿disuelve la apariencia de que hay propósitos en el mundo biológico o más bien explica de dónde provienen estos propósitos? Éste es uno de los

asuntos que se tratan en el capítulo cuarto, en el que también se consideran algunas cuestiones escurridizas acerca de la relación que mantienen los organismos con las circunstancias que rodean sus vidas: ¿en qué medida los organismos *se adaptan* a sus entornos y en qué medida los *construyen*? El capítulo quinto trata de los organismos mismos y de otros «individuos» en biología. Se pregunta qué tipo de cosas son, cómo están delimitados y cómo llegan a existir. El sexto trata de genética. Comienza considerando el cambiante papel que desempeñan los genes como objetos, como factores ocultos que explican cómo son los organismos. A continuación me centro en su papel en la evolución, especialmente en la idea de que todo en la evolución puede ser visto como una lucha a largo plazo entre genes rivales.

El séptimo capítulo se pregunta por las especies y otras categorías biológicas. ¿Las especies son unidades reales, aspectos objetivos de la estructura del mundo de lo vivo, portadoras quizá de «esencias» que diferencian a unas categoría de organismos de otras? El capítulo 8 trata del comportamiento social y se fija en detalle en la *cooperación* y otros fenómenos relacionados con ella. Esbozo una teoría general de la evolución de los comportamientos cooperativos, una teoría que toma una forma muy abstracta para, a continuación, poner el foco en el caso especial de la cooperación en las sociedades humanas. ¿Cuánta similitud podemos encontrar entre la cooperación como fenómeno humano, psicológicamente complejo, y la cooperación entre las partes no pensantes de los sistemas vivos? Tras esta discusión acerca del comportamiento social paso a ver cómo encajan la discusión sobre las especies del capítulo 7 y la discusión acerca del comportamiento social del capítulo 8, pensando en si las dos juntas arrojan algo de luz acerca de la «naturaleza humana», en caso de que exista tal cosa.

El último capítulo se fija en otro fenómeno social con profundas raíces en los sistemas vivos: la comunicación. Este tema está conectado con un debate más amplio acerca del papel que desempeña la *información* en biología. Algunos biólogos piensan que los procesos evolutivos, e incluso quizá la vida misma, están *hechos*, en cierto sentido, de información. Discuto estas ideas de un modo bastante crítico, pero, a continuación, me centro en trabajos recientes sobre cómo la señalización y la comunicación impregnan

los sistemas vivos, así como en modelos de la evolución de estas formas especiales de interacción. ¿Cómo se relaciona la transmisión de información como la que estamos ahora llevando a cabo al leer y escribir, con lo que ocurre en el interior de nuestros cuerpos entre los genes y las células?

Éstos son algunos de los temas que tratará este libro. Presentados así, permiten vislumbrar otro modo de organizar las cosas y pensar acerca del papel de la filosofía en relación con la biología. En algunas de las áreas que acabamos de describir la meta del filósofo es entender algo acerca de la *ciencia* —cómo funciona una parte específica de la ciencia—. En otros casos, la meta es entender algo sobre el mundo natural mismo, ese mundo que la ciencia está estudiando.

En un sentido amplio, toda la filosofía de la biología es parte de la «filosofía de la ciencia». Pero si atendemos a la distinción que acabamos de hacer, podemos distinguir entre la *filosofía de la ciencia*, en un sentido restringido, y *filosofía de la naturaleza*. La filosofía de la ciencia en sentido restringido es un intento de entender la actividad y los productos de la ciencia misma. Cuando hacemos filosofía de la naturaleza intentamos comprender el universo y el lugar que ocuparnos en él. La ciencia de la biología es entonces un instrumento, una lente que usamos para contemplar el mundo natural. La ciencia es entonces un recurso para la filosofía, en lugar de su objeto de estudio.

A pesar de que la ciencia es un recurso para el filósofo que intenta comprender la vida, la filosofía tiene su propia perspectiva y sus propias preguntas. Es una tontería situar a la filosofía *por encima de* la ciencia aunque, sin duda, tiene el poder de distanciarse de la ciencia y adoptar el punto de vista del que la contempla desde fuera. Esto es, de hecho, necesario si la filosofía quiere asumir la tarea de ver cómo encaja todo. Un filósofo toma en consideración cómo el mensaje de una parte de la ciencia se relaciona con el mensaje proveniente de otra parte y atiende a cómo la visión científica de la naturaleza se relaciona con las ideas que obtenemos de otras fuentes. La posición privilegiada del filósofo hace que sea natural para él cuestionar cosas que podrían darse por sentadas dentro del trabajo científico, quizá por razones prácticas. Por ello, el proyecto que denomino «filosofía de la naturaleza» no

consiste en proporcionar un *informe* filosófico de lo que está ocurriendo en la ciencia, sino en dilucidar qué es lo que realmente nos está contando la ciencia en bruto y usarlo para construir una imagen global del mundo.

Esto no es algo que corresponda exclusivamente a los filósofos. A menudo los científicos tienen sus propias concepciones acerca del sentido filosófico de su trabajo, y nos encontraremos con ellas a menudo a lo largo de este libro. Pero destilar las implicaciones filosóficas del trabajo científico no es lo mismo que hacer propiamente ciencia.

La actividad científica es, ella misma, una parte de la naturaleza; es una actividad llevada a cabo por agentes humanos. Estos dos tipos de trabajo filosófico interactúan; lo que pensemos que la ciencia nos *dice* acerca del mundo dependerá de lo que pensemos acerca de como esa parte de la ciencia *funciona*. Pero no es lo mismo interesarse por la actividad científica que interesarse por lo que la ciencia nos dice acerca del mundo, y ambas integran de la concepción de la filosofía expresada por Sellars en la cita del comienzo de este capítulo(2).

1.2. La biología y su historia

Esta sección ofrece un breve esbozo histórico del desarrollo de algunas partes de la biología, prestando especial atención a las ideas evolucionistas y a las concepciones generales acerca del mundo de lo vivo. El objetivo es introducir algunas de las teorías biológicas que van a resultar importantes a lo largo del libro, incluyendo ideas actuales y otras más antiguas, que proporcionan el contexto y el contraste con lo que hoy se hace. Un estudio histórico separado acerca de la genética aparecerá en un capítulo posterior.

Muchas teorías tempranas acerca del mundo de lo vivo incluían especulaciones evolutivas de algún tipo ideas sobre cómo algunas formas de vida que nos resultan familiares pudieron tener sus orígenes en otras formas de vida, o en la materia inerte. Entre los antiguos griegos, Empédocles
(490-430
a. C., aproximadamente) es un ejemplo interesante. Sostenía que la Tierra había dado a luz criaturas vivas, aunque no fueran más que

partes separadas de organismos que nos resultan familiares: «brazos que vagaban sin hombros y ojos extraviados con necesidad de frentes[1]». Estas partes se juntaban formando combinaciones, de las cuales unas sobrevivían y otras, las no aptas para la vida, desaparecían. De modo que los organismos que ahora vemos son el resultado de una especie de proceso de «selección» bastante sencillo. Aparecían variaciones y algunas de ellas se conservaban, mientras que otras se perdían.

Platón y Aristóteles, los filósofos antiguos más influyentes, no defendieron una concepción evolutiva. En la obra de Aristóteles se considera cuidadosamente un tipo de cambio distinto: el progreso ordenado en el interior de cada vida individual, como el que conduce desde el huevo hasta el individuo adulto, es tomado como el paradigma de cambio «natural» dirigido hacia un fin. Pensaba también que para entender el cambio en otras áreas alejadas de la biología, incluidos los fenómenos físicos, era central esa idea de movimiento dirigido a fines. Para Aristóteles los seres vivos están unidos en un orden de grados, una escala que contiene desde las formas más bajas hasta las formas más elevadas, que conecta a las plantas, los animales y al ser humano, aunque dicha escala no refleje una secuencia histórica. La idea de una escala entre lo más alto y lo más bajo, una *scala naturae*, fue inmensamente influyente en los siglos posteriores, constituyendo una parte importante de la fusión de la filosofía aristotélica con la cristiandad, que guió el pensamiento durante la Edad Media. Estas escalas comenzaban por lo general con los seres inanimados y se extendían, a través de las plantas, hacia los animales simples y complejos, hasta llegar al hombre, los ángeles y Dios.

Según mejoró el conocimiento sobre plantas y animales, aquellas escalas comenzaron a considerarse cada vez menos adecuadas. Algunos escritores comenzaron a representar la organización de la vida como árboles que se ramifican, junto con otras formas más complejas (O'Hara 1991). Por lo general, no se consideraba que estos árboles y el resto de formas representasen patrones genealógicos. Pensaban que representaban «afinidades», similitudes en la forma subyacente, basadas en el «plan del Creador». A mediados del siglo XVIII Linneo

desarrolló el sistema de clasificación que, modificado y no sin controversias, todavía usamos hoy (Linnaeus 1758). Se trata de un sistema de grupos dentro de grupos. Linneo clasificó inicialmente los organismos en términos de su *reino, clase, orden, género* y *especie*. (Otras categorías como el *filo* y la *familia*, fueron añadidas posteriormente).

La especulación evolutiva tomó fuerza. El naturalista francés del siglo XVIII Buffon se preguntó por el ancestro común de algunas especies. El abuelo de Darwin, Erasmus Darwin, propuso en su *Zoonomia* (1794) que toda la vida divergía desde un «filamento» primordial. La sugerencia de que nuevas formas podrían aparecer por azar, algunas prosperando y otras desapareciendo, fue esbozada vagamente por distintos autores. El filósofo de la Ilustración francesa, Denis Diderot, incluyó esta idea en un panfleto antirreligioso, publicado anónimamente, tan escandaloso que al descubrirse su autoría fue enviado a prisión («Carta sobre los ciegos», 1749).

La primera teoría evolucionista detallada fue desarrollada por Jean-Baptiste Lamarck a comienzos del siglo XIX en Francia. Lamarck es hoy famoso por la idea de que la evolución puede darse por «herencia de caracteres adquiridos», algo a lo que a menudo nos referimos como evolución «lamarckista». La idea es que existe cierta tendencia a que las características adquiridas por los organismos, como consecuencia de sus hábitos vitales, sean transmitidas a su descendencia. Pero la hipótesis a la que Lamarck dio más importancia tenía que ver con la acción de los fluidos, visibles e invisibles, que circulaban por los cuerpos vivos. Al fluir crean nuevos canales que hacen al organismo más complejo, de un modo que termina por transmitirse a través de las generaciones (Lamarck 1809). Es así como, para Lamarck, la vida es constantemente producida a partir de la materia inanimada, por «generación espontánea», formando linajes independientes. Para Lamarck, un mamífero que esté vivo hoy es miembro de un linaje evolutivo más antiguo que una medusa que esté viva hoy; el linaje de la medusa ha tenido menos tiempo para recorrer el camino hacia una mayor complejidad. El mamífero y la medusa actuales no tienen un ancestro común, aunque el mamífero tiene como ancestro a una medusa muerta desde hace mucho tiempo. Lamarck usó un modelo

parecido a un árbol para representar las relaciones entre grupos de organismos. Existe cierto debate sobre cómo debe ser interpretado, aunque el árbol no representaba un patrón total de ascendencia común [2] .

Charles Darwin elaboró sus ideas centrales en la década de 1830, que publicó finalmente en 1859 en *El origen de las especies*, debido a que otro biólogo inglés, Alfred Russel Wallace, había alcanzado conclusiones similares. La teoría de Darwin tenía dos partes principales. Una era la hipótesis de un *ancestro común* de las especies vivas, que Darwin representaba en la forma de un «árbol de la vida». Tal y como se ha mencionado previamente, las metáforas arbóreas ya habían sido usadas con anterioridad(3) para representar la organización de la vida. El movimiento de Darwin consistió en añadir al árbol una interpretación histórica, genealógica. A través del tiempo evolutivo nuevas especies van formándose mediante la división o fragmentación de las existentes. Esto genera una red de parentescos entre las especies mismas que va tomando la forma de un árbol.

La otra parte de la teoría de Darwin consistía en una teoría sobre cómo se da el cambio en el interior de una especie —cómo se producen las ramas o segmentos del árbol—. En toda especie aparecen nuevas variaciones de vez en cuando por accidente. Aparecen individuos con peculiaridades en su estructura o en su comportamiento que no tienen otros miembros de esa especie. Estas variaciones surgen de un modo azaroso (quizá, según Darwin, a causa de alteraciones en el sistema reproductivo). La mayoría de las nuevas variantes son perjudiciales, pero unas pocas pueden servir a los organismos para sobrevivir y reproducirse. Por ello, muchas de estas características tienden a transmitirse a través de la reproducción. Cuando aparece una nueva característica que es útil y *a la vez* tiende a heredarse, probablemente se propagará a través de toda la especie(4). Al acumularse pequeños cambios de este tipo, lentamente van dando lugar a formas de vida completamente nuevas.

El pensamiento de Darwin fue influido por tres linajes de ideas provenientes de otros campos. La «teología natural» fue la tradición de escritura acerca de la naturaleza que exaltaba la perfección de la creación divina, especialmente el complejo diseño de los

organismos y el modo en que encajaban con su entorno (Paley 1802/2006)(5). Una segunda influencia fue el *Ensayo sobre el principio de la población* (1798) de Thomas Malthus, una obra pesimista que sostenía que el crecimiento natural de la población humana conduciría inevitablemente a la hambruna, ya que la cantidad de comida disponible nunca crecería suficientemente rápido como para evitarla. Lo que condujo a Darwin a la idea de la «lucha por la vida». El tercero fue la obra de Charles Lyell sobre geología (1830), que sostenía que las dramáticas transformaciones de la Tierra podrían ser resultado de la acción de pequeñas causas cotidianas, nada dramáticas, que se producen a lo largo de vastos períodos de tiempo.

Darwin fue precavido en muchos aspectos. No estaba seguro sobre si la vida formaba un solo árbol o varios. Aceptó que otros factores, aparte de la selección natural, podrían afectar al proceso evolutivo. No vinculó su teoría a especulaciones sobre los que se sabía poco, como la naturaleza física de la vida —evitó hablar de «fluidos» y «filamentos» como hicieron escritores anteriores—. En cambio, asoció sus hipótesis evolutivas a fenómenos familiares y fácilmente observables, especialmente a los resultados de la cría de animales y plantas[3].

La mayor parte de los biólogos se convencieron bastante rápidamente de que la evolución (como hoy la denominamos) había ocurrido(6) y de que existe un ancestro común que une a gran parte o a la totalidad de la vida en la Tierra. Mayor fue la controversia en torno a cómo se había producido el proceso, especialmente acerca de la selección natural y la insistencia de Darwin en el cambio gradual. Uno de los puntos más débiles de la obra de Darwin era su explicación de la reproducción y la herencia. Gregor Mendel, un monje que trabajaba en lo que hoy es la República Checa, había desarrollado algunas ideas cruciales en este área alrededor de 1860, pero su trabajo fue ignorado en gran medida. Mendel sugería que la herencia se debe a «factores» (posteriormente denominados «genes») que se transmiten intactos a través de las generaciones, formando nuevas combinaciones en distintos individuos. En 1900 su obra fue redescubierta y la ciencia de la genética emergió. Inicialmente numerosos científicos pensaron que las nuevas ideas de Mendel eran incompatibles con el darwinismo, ya que la concepción

mendeliana fue vista como aliada de una visión de la evolución «discontinua» o «saltacionista», según la cual las formas nuevas aparecen por saltos bruscos.

Pero, con el tiempo, las ideas de Darwin fueron unidas con la genética mendeliana (Fisher 1930, Wright 1932). Según esta «síntesis» de las dos concepciones, la mayor parte de las características de los organismos son afectadas por muchos genes, cada uno de los cuales produce efectos modestos. La evolución ocurre cuando la selección y otros factores van haciendo que, gradualmente, unos genes vayan siendo más o menos frecuentes en el «acervo genético» de la especie. Los genes nuevos son introducidos por «mutación» al azar de los genes antiguos. De modo que la mutación produce genes nuevos, la reproducción sexual lleva a los genes existentes a nuevas combinaciones, y la selección natural hace que los genes sean más o menos frecuentes, como resultado del efecto general que cada gen tiene en la construcción de los organismos vivos.

A esta teoría le faltaba todavía alguna forma de explicación sobre la composición química de los genes y de los procesos a través de los que afectan a los organismos. Otro problema era la ausencia de una conexión suficiente entre la teoría evolutiva y la biología del *desarrollo* individual; la evolución, según sus críticos, fue presentada como una simple procesión de adultos. Lo primero cambió en 1953 con el descubrimiento de la estructura de doble hélice del ADN por James Watson y Francis Crick. El descubrimiento proporcionó indicios directos acerca de *cómo* los genes hacían lo que hacían (Crick 1958). En los años siguientes se asistió a una avalancha de información proveniente de la nueva «biología molecular», añadiendo un nivel de detalle suplementario a la teoría evolutiva, al tiempo que transformaba la totalidad de la biología.

En estas últimas páginas he presentado el pensamiento evolutivo desde comienzos del siglo XIX. Algunas ideas importantes en otras áreas de la biología fueron establecidas también durante el siglo XIX. Entre ellas estaba la idea de que las *células* son las unidades básicas de los seres vivos y que las células surgen unas de otras por división y por fusión. A mediados de siglo los experimentos de Louis Pasteur hicieron que se abandonase la idea de un constante proceso de

«generación espontánea» de la vida. Durante mucho tiempo la química de los sistemas vivos, o química «orgánica», había parecido tan diferente del resto de la química que hizo pensar que la vida contenía principios químicos propios, más allá de los conocidos en la materia «inorgánica». Esto también cambió en el siglo XIX con la primera síntesis química de compuestos orgánicos y con el reconocimiento del papel especial del carbono, con su habilidad para formar estructuras complejas como anillos y cadenas. Aquella desconcertante y única química «orgánica» pasó a ser la química del carbono.

A pesar de ello, a finales del siglo XIX y comienzos del XX continuó debatiéndose acerca de si toda actividad viva tenía una base puramente física. Los «vitalistas» pensaron que los procesos vivos estaban tan marcadamente dirigidos hacia metas propias que no podían ser meramente físicos (Driesch 1914). La biología del desarrollo individual, la secuencia por la que el huevo conduce al adulto, seguía siendo tan desconcertante que a algunos les parecía posible que estuviese operando un factor organizador especial, algo que trasciende a la física ordinaria. El vitalismo fue desapareciendo según avanzó el aspecto mecanicista de la biología y, a finales del siglo XX, la progresión ordenada que Aristóteles percibió como paradigma del cambio natural, recibió un nuevo tipo de explicación mediante la integración de la biología del desarrollo y la genética molecular, que bosquejaba los intrincados procesos que regulan la acción de los genes dentro de las células. Simultáneamente fueron explorados los efectos del desarrollo individual sobre los itinerarios evolutivos (especialmente gracias al movimiento «evo-devo»), integrando explicaciones del cambio desde el nivel de las moléculas hasta la evolución de las especies, pasando por los organismos.

LECTURAS ADICIONALES

Sobre la historia a gran escala, ver Lovejoy (1936), Bowler (2009); sobre Lamarck, Burkhardt (1977); sobre Darwin, Browne (1996, 2003) y Lewens (2006); sobre los precursores, incluyendo aquéllos no pertenecientes a la tradición occidental, Stott (2012); sobre la síntesis, Provine (1971), Huxley (1942); sobre evolución y desarrollo, Amundson (2005), Laublichler y Maienschein (2009), Wagner (de próxima publicación); sobre

las especies, Wilkins (2009); sobre biología molecular, Judson (1996).

Capítulo 2
LEYES, MECANISMOS Y MODELOS

Una de las primeras cosas de las que uno se percata cuando examina la biología desde un punto de vista filosófico es que, aparentemente, no hay mucho lugar en ella para las *leyes* científicas. Hay una antigua concepción de la ciencia muy influyente que la ve como una búsqueda de las leyes que gobiernan el mundo natural, y muchos filósofos han sostenido que la investigación de las leyes es fundamental para cualquier campo científico genuino (Carnap 1966, Hempel 1966). Las leyes de la física pueden ser la base, pero cada ciencia intenta encontrar sus propias leyes —leyes presentes en el sistema que estudia—. ¿O quizá la biología es sólo un modo de catalogar los contenidos del mundo y no una ciencia teórica, al no proporcionarnos una comprensión real[4]? El progreso en biología durante el siglo pasado ha hecho que esto parezca cada vez más improbable. Da más bien la impresión de que una buena ciencia puede estar organizada de un modo diferente. ¿O quizá sí que hay leyes en biología, pero no las vemos con claridad y no las llamamos con ese nombre?

Este capítulo trata de la organización de hipótesis y de las explicaciones en biología. Comienzo examinando el asunto de las leyes y, a continuación, paso a estudiar otros dos conjuntos de cuestiones.

2.1. Leyes

¿Qué es exactamente una ley de la naturaleza? Hay bastante desacuerdo al respecto y me centraré en unas pocas características que son ampliamente aceptadas. En primer lugar, afirmar una ley[7] consiste en hacer una verdadera generalización que *no está restringida espacio-temporalmente*; es válida en todo espacio y todo tiempo. En segundo lugar, una ley no describe meramente cómo

suceden las cosas, sino (en cierto sentido) cómo *tienen que* ser. Un ejemplo de una ley que parece satisfacer estos criterios es el principio de Einstein de que ninguna señal puede viajar más rápido que la luz. La idea de que las leyes describen cómo las cosas deben o tienen que ser es algo que a veces se expresa diciendo que las leyes poseen cierto tipo de *necesidad*. Ésta puede parecer una palabra demasiado fuerte, por lo que algunos filósofos la evitarían. No se supone que las leyes tengan el mismo tipo de necesidad que se ve en las verdades matemáticas o lógicas (como «*p* y *q* implica *p*»). Pero incluso si no usamos el término «necesidad», se supone que hay una diferencia entre una ley natural y una regularidad «accidental», un patrón que meramente resulta que se da. Un ejemplo típico de una regularidad accidental que podría ser verdadera para todo espacio y tiempo es: *toda esfera de oro tiene un diámetro inferior a una milla*. Puede contrastarse con esta otra: *toda esfera de uranio-235 tiene un diámetro inferior a una milla*. Una esfera de uranio que fuese así de grande, explotaría, así que esta segunda regularidad *tiene que* darse.

Las leyes pueden ser «estrictas» —que no admiten excepciones— o pueden involucrar probabilidades. Esta distinción no nos va a resultar muy importante. Hay también una cierta ambigüedad verbal: a veces usamos el término «ley» para referirnos al *enunciado* de uno de estos patrones en la naturaleza y otras veces para referirnos al patrón mismo. Usaré el término para los patrones mismos.

Un ejemplo biológico que ha sido muy discutirlo es el de la «primera ley de Mendel». Este principio ha sido revisado desde los tiempos de los orígenes de la genética y tiene excepciones. Pero es un buen ejemplo para ilustrar ciertos aspectos de esta situación. En lenguaje moderno, este principio afirma que en la formación de las células sexuales (óvulos y espermatozoides), un organismo diploide (uno que contenga dos conjuntos de cromosomas, como nosotros) pone uno de los dos genes que recibió en su genoma de sus padres en esa posición de cada célula sexual(8), y cada uno de estos dos genes tiene una probabilidad de encontrarse en cualquier célula sexual del cincuenta por ciento. Entre las excepciones están los casos de síndrome de Down en humanos y los casos en los que

algunos genes particulares han evolucionado para desarrollar la capacidad de alcanzar más que la parte que les debería corresponder en las células sexuales[9] (§ 6.3). Pero dejemos por el momento estos casos a un lado y consideremos esta generalización como suficientemente cercana a la verdad en las especies que se reproducen sexualmente, como la nuestra. ¿Es esto una «ley» o una regularidad «accidental»?

La mejor respuesta inicial a esta pregunta parece ser: «un poquito de *ambas*». No hay razón para pensar que todo animal que se reproduzca sexualmente *deba* hacer las cosas de este modo. El sistema genético que encontramos en organismos como nosotros evolucionó a partir de algo diferente, y podría evolucionar en el futuro hasta convertirse en algo distinto (Beatty 1995). Podría decirse que esta generalización es uniformemente válida para todos los organismos del planeta Tierra en cierto periodo relevante de tiempo, pero se supone que las leyes no tienen que estar restringidas a sólo ciertos espacios y tiempos.

Por otro lado, si tenemos en cuenta los organismos sexuales hoy existentes, *no es un accidente* que se dé esta regularidad. Una vez que cierta maquinaria está en funcionamiento, se dan ciertas consecuencias y entre ellas están los patrones descritos por la genética de Mendel. La primera ley de Mendel, en la medida en que es válida, es un resultado predecible del modo de proceder de ciertos mecanismos que, por otro lado, son productos históricos contingentes.

Voy a sacar a colación algunos ejemplos más. El «dogma central de la biología molecular» describe la construcción de nuevas moléculas de proteínas y ácidos nucleicos. Sostiene que la especificación del orden de los bloques de construcción de estas moléculas siempre va *de* ácido nucleico *a* proteína, nunca al revés y nunca de proteína a proteína (Crick 1958, 1970). (A veces apunta a que el dogma central dice más que sólo esto, pero me mantendré en la versión de Crick)[10]. La «ley de Kleiber» describe las tasas de uso de energía de animales de distintos tamaños. La tasa metabólica de un animal (R) depende de su masa corporal (M) y de una constante (c), según la siguiente fórmula:

$R = cM^{3/4}$.

Esta relación, que se descubrió en la década de 1930, mantiene su

validez a través de un amplio rango de casos. Hay una *c* ligeramente diferente para distintos grupos de animales (de modo que «*c*» es una constante sólo en el interior de cada grupo), pero el 3/4 es siempre igual. Durante muchos años se pensó que se trataba de una relación misteriosa y sorprendente, hasta que resultó posible derivar la ley de Kleiber de características generales de las redes de transporte que van moviendo sustancias por el cuerpo, como los vasos sanguíneos, junto con la suposición de que la eficiencia de esas redes se maximiza. Dadas estas dos suposiciones, la ley de Kleiber debe ser válida (West *et al.* 1997).

La ley de Kleiber parece ser inicialmente independiente de la historia, una manifestación de ciertos hechos generales sobre las redes de transporte. Pero ¿y la suposición de que estas redes de transporte estarán organizadas de un modo eficiente? Los biólogos difieren sobre cuán inusual es que la evolución produzca resultados ineficientes o poco adaptativos, pero ciertamente es posible.

Tanto en el caso de Mendel como en el caso de Kleiber preguntarse si «ley o accidente» parece ser la pregunta equivocada. Así que empecemos de nuevo. En vez de distinguir bidireccionalmente entre leyes y regularidades accidentales, cada patrón biológico muestra una distinta cantidad de lo que podría denominarse *resiliencia* o *estabilidad*(11). (Otros términos usados en esta área son *robustez* e *invariancia*[5]. Un patrón resiliente es el que sigue siendo válido a través de muchos casos reales y lo hace de un modo que nos da razones para creer que también se daría en otras situaciones relevantes aunque no sean reales sino sólo posibles. Un patrón resiliente no tiene que darse en *cualquier* situación posible y podría tener algunas excepciones en el mundo real. La resiliencia no es un asunto de sí o no; en términos generales, las regularidades pueden tener más o menos resiliencia, aunque no hay una escala única con la que comparar todos los casos.

La primera ley de Mendel y la ley de Kleiber tienen un cierto grado de resiliencia, aunque en ambos casos está claro cómo pueden surgir las excepciones. Echemos otro vistazo al dogma central. Cuando observamos lo que el dogma *descarta*, parece bastante resiliente. Una excepción al dogma la constituiría un proceso en el que el orden de los aminoácidos (los bloques de

construcción) en una molécula de proteína se usase para determinar el orden de los nucleótidos en una molécula de ADN o ARN, o de los aminoácidos en otra proteína. Suele pensarse que es químicamente difícil que suceda algo así. Puede que nos equivoquemos al pensarlo y quizá pueda encontrarse una excepción en el mundo real. Pero hasta ahora el dogma central parece bastante resiliente. Por otro lado, lo que hizo que el dogma fuese importante —lo que hizo que fuese razonable usar el término «central»— fue la idea de que las proteínas se hacen simplemente leyendo la secuencia de nucleótidos en el ADN. Las dificultades de este modelo se han ido manifestando progresivamente, por ejemplo, gracias al descubrimiento de la «edición» generalizada en los estados intermedios del ARN (§ 6.1), y según han ido aumentando estas dificultades, el dogma ha ido dejando de ser considerado tan central.

Hasta ahora he explorado principios generales y bien conocidos. Pero en biología también encontramos muchas generalizaciones más circunscritas y con sólo cierto grado de resiliencia. En los mamíferos, el sexo de un individuo viene determinado por su progenitor masculino (excepto quizá en el caso de un enigmático campañol). Las arañas son carnívoras. (Durante muchos años usé este caso como un ejemplo de un patrón sin excepciones, pero se ha encontrado un caso de araña vegetariana [Meehan *et al.* 2009]). Algunas generalizaciones en biología describen los modos en que las propiedades biológicas se distribuyen entre los organismos reales. Otras describen las consecuencias causales de una configuración o de la interacción de factores, sin indicar dónde o con qué frecuencia se encuentra esta configuración: una especie que ha perdido casi toda su diversidad genética probablemente se extinguirá. Ese principio describe las consecuencias de la baja diversidad sin decir qué especies caen bajo esa categoría.

Una vez que se han mostrado todos estos hechos, podríamos decidir usar el término «ley» para cualquier patrón que muestre *cierta* resiliencia, reservarlo para casos que tengan mucha o pensar que este término debería dejarse a un lado en biología. Se trata sobre todo de una cuestión verbal.

¿Este análisis puede usarse para *toda* la ciencia o sólo para la biología y otros campos cercanos? Sandra Mitchell (2000) usa una

concepción similar para toda ciencia, incluyendo la física[6]. Otra posibilidad es que la física sea un caso especial; la física descubre leyes que gobiernan el funcionamiento fundamental del mundo, y el funcionamiento de estas leyes en organismos vivos da lugar a ulteriores patrones que no se parecen mucho a las leyes físicas, sino que muestran distintos grados de resiliencia.

2.2. Mecanismos

Volveré a las leyes más adelante, pero antes consideraré algunas explicaciones más recientes acerca de cómo funcionan las teorías en biología. Hay todo un conjunto de modos de considerar esta cuestión que defienden que gran parte de la biología se dedica al *análisis de mecanismos*[7]. Un mecanismo es una disposición de partes que produce regularmente un conjunto más complejo de efectos en un sistema completo. La biología describe cómo funciona la replicación de ADN, cómo funciona la fotosíntesis, cómo la activación de una neurona hace que otra neurona se active. En este tipo de casos describimos las acciones de las partes de un sistema y estas acciones, junto a las relaciones que se establecen entre ellas, son las que explican cómo surgen las capacidades más complejas que tiene el sistema entero.

Decir esto no implica aún romper con una visión basada en leyes. ¿Quizá el modo correcto de analizar mecanismos consiste en mostrar cómo las partes son gobernadas por leyes? Pero a menudo se considera que este enfoque pretende reemplazar la concepción de la biología basada en leyes. Al analizar mecanismos parece buscarse un modo distinto de entender la causalidad o, cuando menos, parece estar disponible este otro modo. Esto se percibe en el lenguaje usado para describir relaciones causales: una molécula *se enlaza* con otra, modificando su forma en que interactúa con otras moléculas. O podría *partir* u *oxidar* a la otra. Una cadena de ADN será *transcrita* o *silenciada* por la metilación de parte de su secuencia. Esto parece una descripción causal organizada en torno de la idea de que algunos acontecimientos *producen* otros en virtud de cómo están las cosas físicamente conectadas. (Volveré a hablar de las relaciones causales y modificaré esta forma de verlas en § 6.2). Si bien las generalizaciones expresadas en estos términos

pueden ser consideradas como descripciones de leyes, éstas no tienen un papel bien definido en este tipo de análisis. Y aunque quede claro que las partes de una neurona al activarse o de un embrión al desarrollarse están siguiendo leyes *físicas*, esto ocurre en un segundo plano y no parece haber necesidad alguna de encontrar leyes biológicas si los mecanismos pueden describirse de este modo.

Este tipo de trabajo es, en cierto sentido, «reduccionista»: las propiedades de sistemas enteros son explicadas en términos de las propiedades de sus partes y de cómo se articulan entre sí. A veces se asocia el reduccionismo con la idea de que un sistema completo «no es nada más que» sus partes, aunque hablar en términos de «no es nada más que» resulta engañoso. Un sistema vivo puede estar completamente compuesto de una colección de partes, pero el sistema entero tendrá ciertas características que no tendrá ninguna de estas partes. En lugar de mostrar que las características de nivel superior no existen, lo interesante de una explicación en términos de mecanismos consiste en mostrar *cómo* las características de nivel superior surgen a partir de sus partes.

Esta manera de ver las cosas explica bastante bien al menos una parte de la biología. Pero ¿hasta dónde puede llegar? Es posible ampliar en buena medida esta perspectiva. ¿Podría ser que la selección natural sea un mecanismo en este sentido y que la biología evolutiva trate del análisis de mecanismos[8]? ¿Quizá la exclusión de una especie por otra en un sistema ecológico es también un mecanismo? Creo que para poder afirmar estas cosas es preciso diluir el sentido del término «mecanismo» que tan útil ha resultado en los análisis que hemos esbozado más arriba. En contraposición a ello, puede decirse que hay una parte de la biología que analiza mecanismos y otra que no.

Los filósofos que defienden la importancia del análisis de mecanismos no vinculan su punto de vista a cómo se entendía el término «mecanismo» en el siglo XVII, cuando el universo era visto como un mecanismo de relojería. La perspectiva mecanicista, que explicaba el mundo como si estuviese gobernado por presiones, tracciones y colisiones, ha sido rechazado en la física básica. Pero los sistemas biológicos a los que se aplica más directamente este tipo de análisis mecanicista tienen una cierta cualidad maquínica(12) en otro sentido. No son sólo sistemas físicos, sino

sistemas físicos *organizados*. Éste es otro término un tanto vago, aunque puede entenderse mejor si pensamos en la sensibilidad de un sistema ante pequeños cambios en sus partes, especialmente ante las sustituciones de una parte por otra. Si observamos cómo se activa una neurona o cómo se produce una proteína, el proceso relevante será resultado de las interacciones entre distintas partes, cuyas relaciones recíprocas son importantes. Si intercambiamos un cromosoma por un ribosoma las consecuencias serán notables, al igual que sucedería si intercambiásemos la bomba de combustible de un coche por su caja de cambios. Hay una parte de la biología que trata con sistemas como éstos. Pero otras áreas tratan con sistemas «más flexibles». Cuando una población de organismos evoluciona, hay partes (los organismos) y un todo (la población), pero muchas de sus partes son muy similares entre sí, de modo que si intercambiásemos unas por otras no habría gran diferencia. No importan mucho sus relaciones exactas —cuál está al lado de cuál—. Estas relaciones *podrían* ser muy importantes en un caso particular, pero por lo general no lo son. Un gas, tal y como es estudiado por la física, es un caso extremo de esto mismo. El gas contiene muchas partículas que se mueven de un modo concreto, pero los detalles acerca del modo específico en que se mueven no son relevantes para explicar distintas propiedades importantes como su temperatura o su presión. Propiedades que dependen de ciertas características generales del conjunto, como la velocidad media de las moléculas. Por lo general, no importa que una molécula se intercambie por otra. Cuando se analiza un sistema de este tipo, suele optarse por el enfoque estadístico.

Algunos campos como la biología evolutiva, la ecología o la epidemiología, tratan con sistemas de este segundo tipo o más exactamente: no con sistemas *des*organizados, sino con sistemas *menos* organizados. Los sistemas que estudian están más organizados que un gas pero menos que una célula(13).

Si adaptamos la terminología de Richard Levins (1970) y William Wimsatt (2006, 2007), podemos distinguir entre sistemas más *organizados* y sistemas más *agregadores*(14). Como sistemas más organizados incluimos las células y los organismos, y entre los más agregadores las poblaciones de esos organismos. Hay casos intermedios, como las colonias de abejas. A veces al tomar distancia

respecto de un sistema agregador reaparece la organización. Si nos imaginamos observando moléculas de un gas interactuando con las células sanguíneas en el interior de los pulmones de un gran animal, lo que encontraremos será un sistema agregador. Podemos intercambiar una molécula de oxígeno por otra sin que haya mucha diferencia. Pero si tomamos distancia de modo que los pulmones pasen a ser un órgano del cuerpo entero, *ese* sistema será altamente organizado. Cuando tratamos con sistemas organizados es mucho más apropiado el análisis mecánico. Los sistemas agregadores, en cambio, se describen mejor en términos de tendencias que surgen de la acción combinada de sus partes, cada una de ellas dotada de un cierto grado de independencia. Estos dos tipos de sistemas se dan en diferentes escalas; parece haber limitaciones respecto al tamaño que pueden alcanzar los sistemas altamente organizados, debido a la dificultad de mantener a las partes funcionando juntas. Los sistemas organizados, además, suelen mostrar historias características. Los sistemas organizados a menudo hacen uso de acciones agregadoras en sus partes más pequeñas (pensemos en las moléculas que se difunden a través de una membrana). Resulta interesante pensar en las sociedades humanas, que pueden ser objetos muy grandes, en términos de esta distinción.

Esta distinción también puede usarse para aclarar, o quizás reemplazar, otra. He mencionado antes la idea de «reducción». Un término que suele usarse para expresar el contraste con las características que pueden ser explicadas reductivamente es «emergente». A veces se dice que propiedades emergentes son *aquellas que no pueden ser explicadas* desde un nivel inferior; son «irreductibles». A veces se dice en filosofía de la mente que, aunque la conciencia es una propiedad emergente en este sentido. Se afirma que aunque la conciencia tiene cierta base material en el cerebro, no puede ser explicada a nivel neuronal. Sería posible conocer exactamente qué sucede con cada neurona y, aun así, seguiría siendo un misterio por que esos procesos cerebrales dan lugar a la conciencia.

El término «emergente» también se usa en sentidos mucho más débiles (más inclusivos). Los biólogos a veces lo usan para referirse a propiedades de un sistema entero de las que carecen las partes individuales del sistema. Las propiedades de alto nivel pueden ser

explicadas en términos de las partes, pero no están *presentes* en el nivel inferior. Un ejemplo es el fenómeno de la «tensión superficial» en el agua. La tensión superficial es una consecuencia de la tendencia que tienen las moléculas de agua en la frontera aire-agua a formar numerosos enlaces químicos débiles entre sí, en lugar de hacerlo con el aire. Una molécula de agua individual no tiene tensión superficial; el fenómeno sólo se da cuando se juntan muchas moléculas. Éste es un sentido de «emergente» que resulta apropiado para la mayor parte de características de todo sistema complejo.

De nuevo, el fenómeno que aquí subyace es similar a un gradiente: las actividades de nivel superior en un sistema pueden ser más o menos dependientes de las relaciones exactas entre sus partes. Si queremos marcar una línea que separe propiedades «emergentes» y propiedades «reductibles», podemos trazarla en la división entre casos en los que las propiedades de nivel superior también están *presentes* en las partes y casos en los que no, pero en los que las propiedades emergentes son claramente explicables de abajo arriba. Las distinciones que van más allá de ésta son sólo distinciones de grado. ¿Qué sensibilidad tiene un proceso de alto nivel —la música que proviene de una orquesta, los patrones económicos que surgen de las elecciones de individuos, el comportamiento que surge de una colección de células humanas— a la organización de las partes del sistema, además de a las propiedades individuales de las partes? Esta idea de una categoría especial de propiedades emergentes que no puede ser explicada en absoluto en términos del nivel inferior ha recibido la influencia de las perplejidades específicas del problema mente-cuerpo. Probablemente no sea de mucha ayuda aquí, además de que esta imagen no generado un gran interés en otras ramas de la biología.

2.3. Modelos

Entre el resto de estilos de trabajo en biología uno resulta especialmente relevante aquí. Es el modelado(15) o construcción de modelos.

El término «modelo» tiene muchos significados en ciencia y en filosofía. Se usa a veces para describir cualquier teoría o hipótesis, o

para describir una teoría que se reconoce como tosca o simplificada. Sin embargo, la palabra también puede usarse para designar una estrategia particular en el trabajo científico, que consiste en usar un sistema como una especie de sustituto de otro. La razón habitual para proceder de este modo es que el sistema «diana» que se pretende comprender es demasiado complejo para investigarlo directamente. Por ello, tiene sentido elegir algunos de los factores más importantes que operen en el sistema diana e intentar ver cómo interactúan en una situación en la que otros factores están ausentes. También puede ocurrir que se utilice un sistema como modelo de otro porque los mejores métodos disponibles pueden aplicarse más fácilmente al modelo que al sistema diana, incluso si el sistema modelo no es más simple [9] .

En algunos casos un «sistema modelo» será un objeto construido físicamente. Aun hoy en día en el mundo de la ingeniería se construyen modelos a escala de sistemas fluviales y bahías. Esto está relacionado con el uso de «organismos modelo» en biología. Los organismos modelo, como la mosca de la fruta o la bacteria *E. coli*, eran originariamente organismos naturales con los que era fácil trabajar en el laboratorio. Hoy en día son ya organismos parcialmente artificiales y tienen características que nunca encontraríamos en la naturaleza. Sin embargo, una parte importante del trabajo de modelación no es así, pues no hay un sistema modelado que esté físicamente presente. En lugar de ello el sistema modelo es sólo hipotético o imaginado. Un investigador pondrá por escrito una serie de presuposiciones que son relevantemente similares a aquellas que se dan en un sistema real y usará el análisis matemático, la simulación por ordenador o algún otro método, para desarrollar las consecuencias de esas presuposiciones.

La teoría evolutiva de juegos es un ejemplo de un campo en el que este método está muy extendido. La teoría de juegos usa las matemáticas para estudiar cómo deberían comportarse los agentes racionales frente a otros. En los años setenta George Price y John Maynard Smith fueron pioneros en el uso de este método para tratar el comportamiento animal [10] . En vez de suponer que los animales son racionales, asumieron que la selección natural haría que proliferasen comportamientos que promuevan la supervivencia y la reproducción, eliminando aquellos comportamientos que no lo

hicieran. El primer campo en el que se intentaron usar estos métodos fue el de la lucha; se trataba de averiguar por qué el engaño y las luchas ritualizadas en las que ningún animal sufre daño alguno son tan comunes. Se llegó al siguiente resultado. Supongamos que tenemos una población cuyos individuos van encontrándose uno a uno de modo aleatorio, enfrentándose por los recursos. Esta población alberga dos tipos de individuos, «halcones» que lucharán hasta que ganen o queden seriamente heridos, y «palomas» que inicialmente fanfarronean, pero se retiran si las cosas se ponen feas. Se supone que los individuos a los que se les dan bien estas competiciones se reproducirán más que aquéllos a los que no, pasando esa forma de conducta a su descendencia. ¿Qué sucederá en una población así? Si el coste de resultar herido por perder una lucha de halcón contra halcón es elevado en relación con el valor del recurso y se cumplen también algunas otras condiciones, la población alcanzará una cierta estabilidad cuando contenga una mezcla de ambas estrategias. A cada tipo le va bien cuando es poco frecuente. Cuando los halcones son poco comunes, pueden explotar a las palomas; cuando las palomas son poco comunes, son las únicas que evitan las luchas que provocan daños.

Acabo de decir: «¿Qué sucederá en una población así?». Pero lo primero que debemos tener en cuenta es que las poblaciones naturales nunca son tan simples —no hay poblaciones con exactamente dos tipos de conducta en las que todos los «halcones» sean conductualmente equivalentes entre sí—. Ocurre lo mismo con otras teorías que reservan un papel menos obvio para estas situaciones imaginadas; muchos modelos evolutivos presuponen poblaciones infinitas, que se las ven con entornos uniformes y que tienen una genética de una sencillez muy poco realista. Describiré todos los modelos que se valen de simplificaciones deliberadas como *idealizados*. La idealización puede contraponerse con la *abstracción*, que no implica imaginar que las cosas son más simples de lo que son, sino simplemente dejar algunos factores fuera de la descripción. Algún grado de abstracción es inevitable; no puede incluirse todo. A diferencia de ella, la idealización es una elección. Sin embargo, la frontera entre las dos no está siempre clara y esto resulta importante para otros asuntos que discutiremos más adelante en este libro.

Es difícil dilucidar filosóficamente cómo pensar acerca de un tipo de modelización que parece involucrar la investigar ión de sistemas imaginarios. Un posible enfoque consiste en tratarlo como análogo al trabajo que usa modelos a escala: a veces el sistema modelo se construye y otras veces simplemente se imagina. Esto nos conduce a ciertos problemas acerca de las ficciones y las posibilidades. Un buen sistema modelo es parecido a su diana; ¿cómo puede la diana ser parecida a algo que no existe? Un enfoque distinto consiste en ver el «sistema modelo» como un objeto matemático, abstracto. De un modo u otro, cualquier análisis de la modelización tiene que vérselas con la importancia de lo meramente hipotético o posible. Tal y como lo planteó hace muchos años R. A. Fischer (1930, p. ix), que desarrolló algunos de los modelos de cambio evolutivo más influyentes, «el procedimiento matemático ordinario al tratar cualquier problema actual**(16)** consiste en abstraer en primer lugar aquellos elementos del problema que se consideran esenciales y entonces considerarlo como una de las opciones de un sistema de posibilidades infinitamente más amplio que el actual […]».

El enfoque por el que aquí optaré consiste en dejar a un lado ciertas cuestiones acerca de la naturaleza de los modelos para centrarme en los *productos* de este trabajo. El producto habitual que se obtiene al modelar científicamente es un conjunto de afirmaciones *condicionales*, afirmaciones con la forma «si…, entonces…». Los condicionales tienen sus propios problemas filosóficos (Bennett 2003), pero no los voy a tener en cuenta. Al modelar, uno puede inventarse libremente los «si…» —los modeladores pueden explorar cualquier situación que deseen—. Pero su elección normalmente está guiada por dos objetivos. En primer lugar, la situación debe permitir dilucidar, de modo riguroso, qué pasaría si se diese de hecho esa situación. La manera obvia de hacer esto es plantear una situación en la que sea posible investigar sus consecuencias mediante el análisis matemático o programando un ordenador. El segundo objetivo, que puede entrar en oposición con el primero, es que la situación especificada esté tan cerca del mundo real que haga útil al modelado.

Al hacer la transición desde los «si» hasta los «entonces» la simulación por ordenador se vuelve más y más importante. La gente

a veces describe estos sistemas modelo como, por ejemplo, los modelos de poblaciones en evolución o de interacciones entre depredadores y presas, como si estuvieran «dentro» de una simulación por ordenador. En lugar de tratar de dar sentido a este tipo de afirmación, el mejor modo de entender simulaciones de este tipo consiste en considerar los ordenadores como ayuda para el uso riguroso de la imaginación científica. Un ordenador es un dispositivo físico cuyo funcionamiento puede explotarse para rastrear redes de relaciones «si… entonces…» muy complejas. Un modelador especificará una disposición, una configuración relevante de organismos o células u otra cosa, y buscará un modo de determinar las consecuencias de esa disposición. Los ordenadores son útiles porque nuestra capacidad para especificar estas disposiciones es muy superior a nuestra capacidad para dilucidar cómo se comportarían. Las regularidades en el funcionamiento del ordenador pueden usarse para averiguar las consecuencias de la situación que se ha imaginado. Se puede ver que éste es el papel de los ordenadores por el modo en el que los modeladores van moviéndose con libertad entre los métodos «analíticos» (la resolución de ecuaciones) y las simulaciones.

Cualquiera que sea el método que se use, el resultado típico es una afirmación de esta forma: «*Si* hay enfrentamientos uno contra uno por los recursos y también se cumplen estas otras condiciones…, *entonces* la población llegará a contener una mezcla estable de estrategias de halcón y de paloma». Ya que un modelador tiene que comenzar haciendo simplificaciones deliberadas, hay dos modos de intentar dar a los condicionales tanta relevancia en relación con el mundo real como sea posible. Uno consiste en minimizar la distancia frente a la realidad desde el lado del «si» y, de ese modo, conservar parte de la complejidad del problema del mundo real. El otro consiste en comenzar más lejos, pero buscar modos de hacer que el lado del «si» sea tan lógicamente *débil* como sea posible —es decir, tan poco exigente o fácil de satisfacer como sea posible—. Un buen modo de hacer esto es desarrollar muchas variantes de un modelo, cada una de las cuales parte de suposiciones diferentes —todas las variantes son idealizaciones, pero cada una lo es en una dirección distinta. Si todo va bien, muchas variantes conducirán al mismo resultado. En el mejor de los

casos, el modelador partirá de suposiciones que impliquen una distancia significativa frente a la realidad, pero será capaz de hacer que el lado del «si» en el condicional sea tan poco exigente que el mundo real sea una de las situaciones que satisfaga o esté muy cerca de satisfacerla.

Un ejemplo es el «principio de Volterra» que afirma que en un sistema con poblaciones de depredadores y presas, la introducción de un factor externo que mate a ambas, como [por ejemplo] un pesticida, incrementará la abundancia relativa de la población de presas (Wilson y Bossert 1971, Weisberg y Reisman 2008). Volterra comenzó haciendo simplificaciones deliberadas (Kingsland 1995), pero muchos dirían que el principio que obtuvo (formulado de un modo más cuidadoso que aquí) es una verdadera generalización acerca de los sistemas reales, que explica por qué la utilización de pesticidas en agricultura a menudo empeora los problemas, ya que el pesticida hace más daño a los enemigos naturales de un parásito(17) que al parásito mismo. Algunos piensan que muchos condicionales en biología, especialmente los que son como éste, incluyen una cláusula tácita de *ceteris paribus*, que significa «manteniendo iguales el resto de factores». La idea es apartar, por irrelevantes, las intrusiones al sistema desde fuera y los eventos extraños.

Un modo de plantearse las cosas en esta área sostiene que el modelar siempre apunta a alcanzar con el tiempo una descripción no idealizada. Idealmente no habría idealización alguna. Otro modo de verlo consiste en señalar cómo los sistemas idealizados son útiles incluso cuando pueden conocerse todos los detalles, pues pueden resaltar las similitudes entre distintos sistemas. Richard Levins, otro influyente modelador, sostuvo que la ciencia siempre utilizará modelos simplificadores y conservará varios modelos de cada sistema dado como resultado de ciertos hechos acerca de la naturaleza y de nosotros mismos:

> Se impone la multiplicidad de modelos por las exigencias contradictorias de una naturaleza compleja y heterogénea y de una mente que sólo puede lidiar con unas pocas variables a la vez; por los contradictorios deseos de generalidad, realismo y precisión; por la necesidad de comprender, pero también de controlar; incluso por el criterio estético que enfatiza la pura

> simplicidad y el poder de un teorema general frente a la riqueza y la diversidad de la naturaleza viva. Estos conflictos son irreconciliables. (1966, p. 431)

Los modelos que se aplican con gran precisión a casos particulares son buenos, y también lo son aquellos que cubren una amplia variedad de casos. A menudo intentar conseguir uno de estos objetivos implica sacrificar el otro También la simplicidad es buena y, a veces, los modelos simples pueden valer para un amplio rango de sistemas reales —pero sólo si se interpreta que el modelo se ajusta a estos sistemas reales de un modo aproximado [11]—.

Supongamos que acordamos que los condicionales son los resultados típicos del trabajo de modelizado. ¿Son quizá *éstas* las «leyes de la biología»? Son generalizaciones no están restringidas en el espacio y en el tiempo y cuando la conexión entre el antecedente («si…») y el consecuente («entonces…») se establece matemáticamente, tendrán con seguridad un alto grado de resiliencia —o incluso quizá de necesidad—.

Una posible falla en la analogía entre estos condicionales y las leyes ha sido discutida por Elliott Sober (1993, 1997). Piensa que en biología hay leyes, descubiertas a través de modelización, aunque estas leyes no son empíricas. Son sólo piezas matemáticas y, por ello, son necesariamente verdaderas. Suele pensarse que las leyes de la naturaleza tienen un contenido empírico, pero Sober considera que deberíamos acostumbrarnos a la idea de que las leyes pueden ser puramente matemáticas. Sin embargo, yo no estoy de acuerdo con que las proposiciones condicionales que obtenemos de los modelos sean matemáticamente necesarias. Los modeladores pueden usar las matemáticas para averiguar qué se sigue de un conjunto de suposiciones, pero los condicionales que acaban obteniendo no tienen un contenido puramente matemático. Compárese:

«7 + 5 = 12»

es matemáticamente necesaria, pero «Si pones siete canicas en una mesa y les añades cinco, habrá doce canicas en la mesa» no es matemáticamente necesaria. Que sea verdad dependerá de las características físicas de la mesa y las canicas. Y lo mismo puede decirse de los condicionales acerca de qué sucederá en un sistema

ecológico cuando un determinado número de depredadores se come un determinado tipo de presa. A menudo el trabajo duro se hace en el terreno de las matemáticas, pero los condicionales que resultan de ello no son proposiciones meramente matemáticas. Son proposiciones acerca del comportamiento de organismos, poblaciones y otros objetos biológicos.

Una diferencia aparentemente importante entre muchos de estos condicionales y las leyes comprendidas en un sentido tradicional es que el antecedente a menudo describe una situación que no ocurre realmente. Sólo se aproxima a algo que ocurre. Los filósofos han considerado tradicionalmente que las leyes pueden usarse más directamente con los sistemas reales —ya que tienen antecedentes que, a menudo, son literalmente verdaderos— en vez de meramente afirmar qué *ocurriría* en una situación no real. Hay casos, como el del principio de Volterra, en los que puede no suponer un gran problema, pero muchos condicionales derivados de modelos tienen el carácter de idealización. Pero, llegados a este punto, merece la pena considerar de un modo más crítico las suposiciones asociadas a las leyes en ciencias como la física. Algunos piensan que la idealización está tan extendida que las «leyes» teóricas en física rara vez o nunca describen el comportamiento de objetos reales (Cartwright 1983, Giere 1999). En la medida en que esto sea verdad, el aparente contraste con la biología se desvanece.

Si retomamos todo lo que hemos visto hasta ahora, tenemos que hay dos tipos de generalizaciones en biología y las dos tienen cierto parecido con las leyes. En primer lugar, tenemos las proposiciones condicionales derivadas de modelos —estas no dependen de contingencias históricas, a menudo son muy abstractas y, en cierta medida, idealizan—. En segundo lugar, tenemos proposiciones generales acerca de cómo son los organismos reales —las arañas son carnívoras, la primera ley de Mendel— que dependen de circunstancias históricas y, a menudo, presentan excepciones [12]. Los filósofos han considerado a menudo las leyes naturales como independientes de las contingencias históricas *y* aplicables directamente a sistemas reales *y* poseedoras de un alto grado de generalidad *y* dotadas de una especie de necesidad. Es posible entonces sostener que la física tiene leyes con esta notable combinación de propiedades y la biología no. Si es así, podría

pensarse que la diferencia entre estas dos ciencias es permanente, una consecuencia de su objeto de estudio, o podría pensarse que esta brecha se cerrará en el futuro. Otra posibilidad es que no haya leyes en este sentido en ninguna ciencia.

Dejando las leyes a un lado, antes de continuar mencionaré otra característica de la construcción de modelos. A menudo el objetivo de un modelador es obtener algo cuya distancia con la realidad no importe demasiado: el «si…» está tan cerca de la realidad que el «entonces…» es algo que podemos esperar que suceda de hecho o, al menos, que suceda de un modo aproximado. Pero seguir la «lógica interna» de una situación hipotética puede convertirse en un fin en sí mismo. Esto puede conducir a una gran creatividad teórica, aunque puede traer problemas consigo. Tras la crisis financiera de 2008, la mayor crisis bancaria y comercial desde la Gran Depresión, hubo escritores que sostuvieron que la economía había fracasado en su intento de predecir y prevenir el problema porque se había obsesionado con el desarrollo de modelos idealizados, perdiendo el contacto con la realidad. Paul Krugman, que ya había ganado entonces un Premio Nobel de economía, defendió que la profesión económica se había descarriado «porque los economistas, como grupo, tomaron la belleza, revestida de unas impresionantes matemáticas, por la verdad» (2009). Esto puede aclararse del modo siguiente: probablemente los economistas sostenían muchos «si… entonces…» acerca de los mercados y las finanzas, utilizando sus potentes matemáticas, pero los «si…» estaban más lejos de la realidad de lo que ellos pensaban y, por tanto, también lo estaban los «entonces».

LECTURAS ADICIONALES

Acerca de las leyes, Armstrong (1985), Carroll (2004); en biología, Turchin (2001), Waters (1998), Ginzburg y Colyvan (2004), McShea y Brandon (2010); acerca de las explicaciones mecanicistas, Craver (2009), Glennan (2002) y véase la nota 4: acerca de la emergencia, McLaughlin (1992), Bedau (1997), Bedau y Humphreys (2008); acerca de la idealización, Weisberg (2007a); sobre los modelos Wimsatt (2007), Frigg (2010), Downes (2011), Toon (2012), y véase la nota 6.

3. EVOLUCIÓN Y SELECCIÓN NATURAL

Una parte proporcionalmente grande de la filosofía de la biología se las ve con la teoría de la evolución, ya que confiere unidad a gran parte del resto de esta ciencia y tiene mucho que decir acerca de nuestro lugar en el universo y plantea muchos enigmas. El cambio evolutivo se da en distintas escalas. Un modo estándar de reconocer este hecho consiste en distinguir entre *microevolución* y *macroevolución*. A grandes rasgos, la microevolución se refiere al cambio en una especie concreta, mientras que la macroevolución se refiere al cambio en un conjunto de estas unidades —en un conjunto de especies—. Esta terminología puede hacer creer que hay una nítida distinción entre las dos, pero más que tratarse de una situación en la que hay dos niveles inequívocamente distintos en la naturaleza, lo que ocurre más bien es que uno puede continuamente «acercarse» o «alejarse» de lo que está ocurriendo en una región concreta del espacio y el tiempo. Al hacerlo se van volviendo visibles distintos patrones. En una escala macroevolutiva encontramos el «árbol de la vida», un patrón de ascendencia y descendencia que conecta todas las especies terrestres. Al acercarnos encontramos cambios en los segmentos o ramas del árbol.

Estas relaciones son representadas por el biólogo Willi Hennig en el diagrama que se reproduce, con algunas modificaciones, en la figura 3.1. Se muestran tres escalas a la vez. En el nivel de análisis más grueso, vemos cómo una especie se divide en dos dando lugar a relaciones *filogenéticas* entre las dos especies, Pero al acercarnos vemos cómo este acontecimiento se compone de muchos otros y conlleva relaciones entre organismos individuales que se reproducen sexualmente. El cambio que se produce en el interior de cada especie es un cambio microevolutivo. Si nos acercamos todavía más encontramos cambios que se dan en la vida de un organismo en concreto. Estas relaciones *ontogenéticas* son el objeto de estudio de la biología del desarrollo.

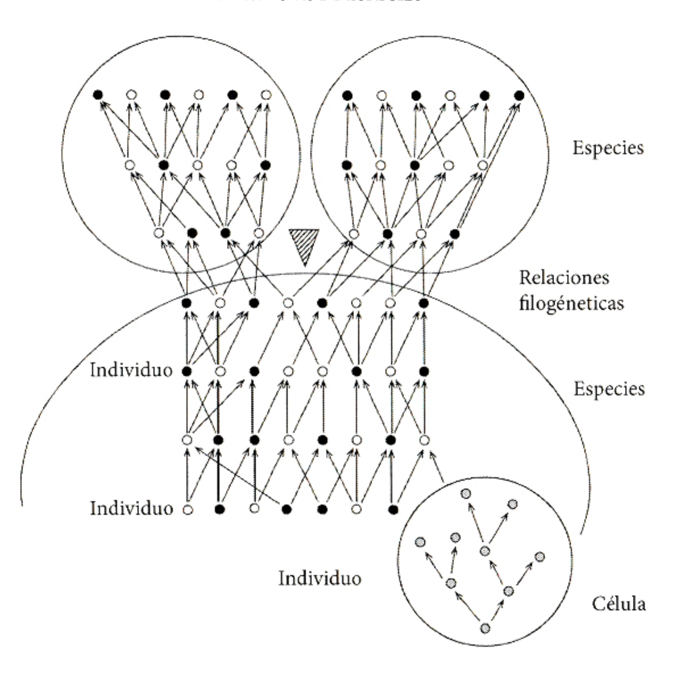


Figura 3.1. Se representa el cambio en tres escalas distintas. Una especie se divide en dos, una ruptura en un «tejido» de organismos individuales unidos por la reproducción sexual. Dentro del tejido se ven las diferencias de éxito reproductivo de los distintos individuos. En el diagrama de Hennig el cambio en la vida de un organismo particular, abajo a la derecha, se representaba como una serie de etapas. He sustituido estas etapas por células unidas entre sí por división celular, (figura adaptada de la original en Willi Hennig, *Phylogenetic Systematics* ©1979, por la Junta de Administración de la Universidad de Illinois. Usada con permiso de la University of Illinois Press).

3.1. La evolución por selección natural

Hay muchos conceptos importantes en la biología moderna que usamos para explicar los cambios en una población, pero el que genera las mayores controversias es el de *selección natural.* Una de las ideas más rompedoras de Darwin fue que muchísimas cosas podían explicarse por medio de la acción repetida de un conjunto

reducido de factores. Éste es uno de los resúmenes que hizo a este respecto, seguido de un fragmento del final de *El origen de las especies*:

> ¿Puede, pues, parecer improbable el que [...] para cada ser, en la grande y compleja batalla de la vida, tengan que presentarse otras variaciones útiles en el transcurso de muchas generaciones sucesivas? Si esto ocurre, ¿podemos dudar —recordando que nacen muchos más individuos de los que acaso pueden sobrevivir— de que los individuos que tienen ventaja, por ligera que sea, sobre otros tendrían más probabilidades de sobrevivir y procrear su especie? Por el contrario, podemos estar seguros de que toda variación en el menor grado perjudicial tiene que ser rigurosamente destruida. A esta conservación de las diferencias y variaciones individualmente favorables y la destrucción de las que son perjudiciales la he llamado yo selección natural. (1859, pp. 80-81)**(18)**
>
> Así, la cosa más elevada que somos capaces de concebir, o sea la producción de los animales superiores, resulta directamente de la guerra de la naturaleza, del hambre y de la muerte. (1859, p. 490) [Traducción de Antonio de Zulueta Fernández en: Charles Darwin, *El origen de las especies por medio de la selección natural*, Espasa, Madrid, 2010].

Comparémoslo con una exposición sintética de la selección natural más reciente escrita por el especialista en genética Richard Lewontin:

> Estas tres proposiciones contienen un mecanismo suficiente para que haya evolución por selección natural:
> 1. Entre los miembros de una especie hay variaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales (el principio de variación).
> 2. Parte de la variación se hereda, de modo que cada individuo se parece más a aquéllos con los que está relacionado que a aquéllos con los que no tiene relación y, en concreto, la descendencia se parece a sus progenitores (el principio de herencia).
> 3. Cada variante deja, en la generación inmediatamente siguiente o en generaciones posteriores, un número de descendientes

> distinto (el principio de aptitud diferencial).
> Las tres condiciones son condiciones tanto suficientes como necesarias para la evolución por selección natural [...]. Se puede esperar que en cualquier rasgo en el que se cumplan estos tres principios se dará la evolución. (1985, p. 76)

Los dos sumarios se distinguen tanto por su forma como por el lenguaje que utilizan. El sumario de Darwin hace generalizaciones a partir de especies reales. El mejor modo de leer el de Lewontin es pensarlo como una proposición condicional: *si* una especie posee las tres características que él enumera, entonces habrá evolución. Otra diferencia tiene que ver con la segunda condición de Lewontin. Dice que los progenitores tienen que parecerse a su descendencia. Pueden no parecerse mucho siempre y cuando se parezcan más a ellos de lo que se parecen a individuos con los que no tienen relación alguna. Esto es algo que pueda darse por sentado en este resumen de Darwin (aunque no en todos los que hizo); los individuos favorecidos por la selección natural «procrearán su especie». Pero es posible que surja un nuevo rasgo útil que ayude a los organismos que lo portan y que este rasgo *no* sea heredado, en cuyo caso no habría ninguna razón por la que la población tuviera que cambiar.

Ninguno de los dos sumarios dice que las variaciones tengan que darse «al azar». La selección natural puede funcionar en una situación en la que las nuevas variantes surjan en una dirección determinada, incluso quizá en situaciones en las que tienden hacia rasgos útiles. Pero las nuevas variantes *pueden* producirse de un modo aleatorio, fortuito o «ciego» y la selección natural separará lo bueno de lo malo. En el sumario de Lewontin no hay ninguna referencia a la «batalla por la vida», como en el de Darwin; haya o no haya batalla, habrá cambios si unos lo hacen mejor que otros. Ninguno de los dos resúmenes dice nada acerca de los genes u otros mecanismos de herencia. Esto no resulta sorprendente en el caso de Darwin, pero también Lewontin, un especialista en genética, trata los genes como algo opcional. Finalmente, ambas recapitulaciones dejan claro que lo que mueve el cambio son las ventajas locales y a corto plazo, aunque sin ningún tipo de previsión o de tendencia hacia el progreso. La evolución ocurre a través de la acumulación de acontecimientos rutinarios —nacimientos, vidas,

emparejamientos, muertes—. [13]

El resumen de Lewontin establece tres condiciones, y sostiene que son necesarias y suficientes para que se dé la evolución por selección natural. ¿Y es verdad que *siempre y cuando* se den esas condiciones una población cambiará? No en todos los casos. Si admitimos que los patrones de herencia pueden incluir ruido, es posible que estos empujen en un sentido mientras que las diferencias en aptitud lo hagan en el sentido contrario, no produciéndose de este modo ningún cambio neto. Supongamos, por ejemplo, que los individuos más altos tienen un poco *más* de descendencia que los más bajos, pero que los individuos más altos tienden también a tener descendencia ligeramente *más baja* que ellos mismos, mientras que esto último no les pasa a los más bajos. Ambos efectos podrían cancelarse, dejando la población tal como estaba [14] .

Un modo de responder a esta cuestión consiste en sostener que cualquier condicional acerca del cambio (excepto quizá cuando hablamos de física básica) incluye implícitamente una cláusula *ceteris paribus* —la exigencia de que «todas las demás cosas permanezcan iguales»—. Quizá sea así, pero creo que lo que aquí se está poniendo de relieve es algo distinto. Aquí está operando un mecanismo de compensación. Si hacemos suposiciones bien definidas acerca de los patrones de herencia es posible hacer afirmaciones bien definidas sobre cómo las diferencias en la reproducción conducirán al cambio. Pero una descripción como ésta solamente abarcará algunos casos. Si queremos afirmar algo que pueda valer para *todos* los casos, el resumen no tendrá la misma transparencia causal.

En el capítulo 2 distinguí dos tipos de afirmaciones generales en biología que, en cierta medida, parecen «leyes». Hay proposiciones universales acerca de casos reales y condicionales que afirman qué *pasaría* si se diese una determinada disposición, llegue o no a darse tal disposición. Podemos encontrar una distinción similar aquí [15] . El resumen de Darwin, aunque se exprese con preguntas, es un intento de describir hechos acerca de especies reales. Podríamos modernizarlo de este modo: «En todas las especies de la Tierra se están produciendo constantemente variaciones. Algunos de estos

rasgos tienden a heredarse a través de las generaciones. Algunos de estos rasgos heredados resultan beneficiosos para la supervivencia y la reproducción, mientras que otros no lo son. En muchos casos, estos rasgos beneficiosos para la supervivencia y la reproducción se vuelven más comunes, mientras que los rasgos menos útiles se pierden. Esto produce un cambio constante en las características de los organismos de todas las especies». También es posible buscar un condicional: *si* se dan tales y cuales condiciones, *entonces* estará *garantizado* que una población cambiará. Por ejemplo: si hay variación en una población, si la reproducción es asexual y la descendencia es una copia exacta de sus madres, si cada individuo vive el mismo periodo de tiempo y todos se reproducen a la vez, si nadie entra desde fuera a la población y nadie sale, y si los individuos con ciertos rasgos se reproducen más que otros, entonces la población cambiará. Esto es una versión verbal del modelo matemático denominado *dinámica de replicadores*, descrito en el Cuadro 3.1. Éste es a veces visto como un modelo fundacional de la evolución (Nowak 2006a) y, en cierto sentido, lo es. Pero cuando se intenta adaptar a cualquier sistema real, el modelo resulta ser una idealización, una simplificación deliberada. Parte de lo que Lewontin quería hacer con su exposición era reconocer que, incluso en muchos de los casos en los que el patrón de herencia es ruidoso, aún así puede haber evolución por selección natural. Si se busca este tipo de generalidad que abarca un amplio rango de sistemas, es difícil hacer predicciones bien definidas. Por otro lado, la dinámica de replicadores es simple y ofrece predicciones precisas aunque no haga descripciones muy realistas de los casos reales. El mecanismo de compensación que está aquí operando aclara algunas de las afirmaciones generales que hicimos en el capítulo anterior (§ 2.3); aquellas descripciones que tienen «la simplicidad y la fuerza de un teorema general», tal y como lo plantea Richard Levins, tienden a estar en desacuerdo con «la riqueza y la diversidad de la naturaleza viva».

Muchos debates sobre la selección natural versan sobre el concepto de *aptitud*. A menudo se dice que la evolución por selección natural tiene que ver con el cambio producido por diferencias de aptitud. El uso ordinario, no técnico, de este término apunta a dos sentidos distintos: por un lado, a algún tipo de

adecuación de un organismo a su entorno y, por otro, a alguna clase de salud o vigor. Fue Herbert Spencer (1864) quien comenzó en el siglo XIX a hablar de aptitud en relación con la teoría evolutiva, teniendo en mente el primero de estos significados. En el siglo XX este término pasó a desempeñar un papel más técnico; o, mejor, pasó a desempeñar varios papeles.

El informe de Lewontin incluye un «principio de aptitud diferencial». Pero lo único que decía Lewontin es que algunos individuos dejan un número de descendientes distintos que otros. ¿Y si fuera *accidental* que unos lo hicieran mejor que otros? La mayor parte de teóricos evolucionistas reconocen una diferencia entre el cambio producido por selección natural y el cambio producido por «deriva» —es decir, producido por acontecimientos accidentales o azarosos que hacen que unos individuos se reproduzcan más que otros—. Lewontin parece ignorar esta diferencia. En contraste con su versión puede verse esta otra exposición de la selección natural realizada por Alexander Rosenberg y D. M. Kaplan (2005, sus simbolismos han sido aquí parcialmente simplificados):

> *Principio de selección natural*: Para cualesquiera entidades capaces de reproducirse x e y, todo entorno E y toda generación n: si x es más apto que y en un entorno E y en una generación n, entonces probablemente habrá alguna generación futura n', tras la cual x tendrá más descendencia que y.

Rosenberg y Kaplan consideran la aptitud como lo que *conduce* al éxito reproductivo. Nótese además que Rosenberg y Kaplan no mencionan la heredabilidad(19), de modo que se centran sólo en una parte de entre todos los asuntos que abarcaba Lewontin.

El término «aptitud efectiva» se usa a menudo para referirse al efecto reproductivo real de un organismo o un tipo de organismo. El modo más influyente de comprender la aptitud en el otro sentido, en el que la aptitud explica o da lugar al éxito reproductivo, consiste en ver la aptitud de un organismo como su *propensión* a dejar una cierta cantidad de descendencia (Brandon 1978, Mills y Beatty 1979). Una propensión es una tendencia o una disposición que puede describirse en términos de probabilidades. En una

moneda no trucada hay una propensión a que salga cara aproximadamente la mitad de las veces que se tira, aunque podría salir siempre cruz. De un modo parecido, un organismo más apto tiene una propensión a tener más descendencia que uno menos apto. Podemos expresarlo de un modo más técnico así: la aptitud de un organismo puede verse como la cantidad *esperada* de descendencia, calculándose este valor esperado mediante probabilidades que se interpretan como propensiones. Si un organismo tiene la mitad de posibilidades(20) de no tener descendencia y la mitad de tener diez descendientes, la cantidad esperada de descendencia será de cinco. Organismos muy diferentes pueden tener una propensión similar de éxito reproductivo.

Dos tipos de problemas surgen con este modo de ver las cosas. En primer lugar, hay casos en los que el número esperado de descendientes no es un buen predictor del cambio evolutivo. No discutiré aquí estos asuntos[16]. En segundo lugar, una propensión es una característica del mundo bastante extraña. Todo organismo tiene una aptitud efectiva, una cantidad real de descendientes. Puede ser cero, uno, diez o cualquier otra cantidad. Esa cantidad es el resultado de todos los acontecimientos reales que se han dado en su vida, de todos los detalles causales. ¿Tenemos que creer que tras esa cantidad hay *otra* cantidad de descendientes «esperada», de modo que esa cantidad no refleje sólo nuestra ignorancia acerca de los detalles, sino que represente una característica real del mundo?

Podríamos creerlo, pero esta creencia ciertamente es sólo una de las posibles opciones desde el punto de vista de la biología evolutiva. Pensar que la única aptitud que tiene sentido es la aptitud efectiva, no implica dejar de creer en la selección natural. La situación, tal y como yo la veo, es así. En los informes(21) de Lewontin, de Rosenberg-Kaplan y de otros, se usa el término «aptitud» para diferentes partes de una cadena causal con la que los biólogos, en general, están de acuerdo. Están de acuerdo en que los organismos viven en entornos distintos y tienen modos distintos de buscarse la vida. Están de acuerdo en que en todos estos casos van surgiendo variantes que de *algún* modo conducen a ventajas en la supervivencia y la reproducción. La palabra «ventaja» puede ser entendida en términos de probabilidades o de algún otro modo. En los casos en los que el nuevo rasgo proporcione al organismo que lo

tiene una ventaja de supervivencia o reproducción, esos organismos tendrán de hecho más descendencia. Si el rasgo es heredable, entonces en muchos casos cambiará la población. En todos estos asuntos hay acuerdo. A veces hablamos de «aptitud» para referirnos a la posesión de una característica estructural o conductual que es útil en el caso que se está investigando, otras veces lo usamos para hablar de una propensión al éxito, y otras para hablar del éxito reproductivo real. Un biólogo podría desconfiar de *toda* referencia a la probabilidad cuando tratemos con acontecimientos macroscópicos, pensando que las probabilidades son sólo un reflejo de nuestra ignorancia. Yo, de hecho, considero razonable desconfiar un poco de las distinciones habituales entre cambios debidos a la selección natural y cambios debidos a la «deriva» o a «accidentes». Los acontecimientos que llamamos «accidentales» o «aleatorios» tienen causas físicas ordinarias (a no ser que hablemos de acontecimientos a un nivel microfísico que quizá estén fundamentalmente indeterminados). A veces hay más regularidad, más adecuación a un patrón, en a quién le va bien y a quién le va mal, y a veces hay menos. Una persona escéptica acerca de las distinciones habituales entre selección y deriva puede preferir hablar de aptitud sólo en el sentido «efectivo», como veíamos en el resumen de Lewontin.

CUADRO 3.1.
MODELOS DE EVOLUCIÓN POR SELECCIÓN NATURAL

El modelo más simple de evolución por selección natural lo constituye la «dinámica de replicadores» (Taylor y Jonker 1978, Weibull 1995, Nowak 2006a). Supongamos una gran población que contenga sólo dos tipos, A y B, con frecuencias p y $(1 - p)$ respectivamente. Los individuos se reproducen asexualmente y de forma simultánea y los progenitores mueren inmediatamente después de la reproducción. Entonces si W_A y W_B representan el número medio de descendientes producidos respectivamente por los tipos A y B, la nueva frecuencia del tipo A después de una generación, p', se relaciona con la frecuencia anterior mediante esta regla: $p' = pW_A/(pW_A + (1 - p)W_B)$. Este modelo

presupone que ambos tipos hacen una copia exacta de sí mismos cuando se reproducen y que no se dan otros factores, como mutaciones o migraciones hacia el interior de la población. Además, trata las generaciones como pasos discretos. Otras versiones de la dinámica de replicadores tratan el tiempo como un continuo, no como una secuencia de pasos. El caso de los individuos grandes y pequeños que se discutió en la una nota anterior en este mismo capítulo, en el que había diferencias de aptitud y de herencia, pero sin que se produjese ningún cambio, no se ajusta a las presuposiciones de este modelo, ya que en él un individuo G daba lugar a un individuo S. Este modelo es una idealización cuando intentamos referirlo a casi cualquier sistema real, incluso cuando se trata de organismos asexuales como las bacterias.

Un modo más general de representar la evolución lo ofrece la «ecuación de Price» (Price 1970, 1972, Okasha 2006, Frank 2012). Esta estructura es más compleja que el modelo que acabamos de mostrar, en parte porque se acerca a las poblaciones de un modo distinto, rastreando cada individuo y describiendo las relaciones estadísticas entre los estados de «antes y después». Supongamos que hay un conjunto *ancestral* de individuos y un conjunto *descendiente* y que podemos describir todos los individuos en función del valor de una característica cuantitativa, Z (que puede ser, por ejemplo, el tamaño) y supongamos también una relación (que normalmente se interpreta como la reproducción, aunque podría entenderse de otros modos, incluyendo la persistencia) que une a los ancestros con los descendientes. Se trata de intentar representar la diferencia en los valores medios de Z entre el conjunto ancestral y el conjunto descendiente, una diferencia que representamos como ΔZ. Ésta es una versión de la ecuación de Price:

$$\Delta Z = Cov(Z, W) + E_W(\Delta Z)$$

Aquí $Cov(Z, W)$ es la covarianza en la población ancestral entre el valor de Z para cada individuo y su valor de W, que es el número de descendientes con los que está conectado ese individuo dividido entre el número medio de descendientes que tienen los ancestros. Así que el primer término del miembro

derecho de la ecuación, al que a veces se denomina *selección*, representa el papel de las diferencias de aptitud; ¿tienen más (o menos) descendencia que otros los individuos con un alto valor de Z? El término $E_w(\Delta Z)$ mide el cambio medio en Z que se da entre los ancestros y los descendientes con los que están conectados, estando esta media ponderada por la aptitud relativa de cada ancestro. Este término representa el sistema de herencia.

Este modelo no presupone que se estén haciendo copias entre ancestros y descendientes, de modo que esta ecuación puede también usarse para la reproducción sexual. Es una descripción *abstracta* de la evolución que deja muchas cosas fuera, pero no es una descripción *idealizada*; puede valer para casos reales sin tener que simplificarlos. Pero a diferencia de la dinámica de replicadores, el resultado de la ecuación no puede reintroducirse en la ecuación como un nuevo *input*, y no puede entonces generar un modelo que pudiera seguir aplicándose a través de muchos pasos temporales.

El ejemplo de la nota de este capítulo a la que nos hemos referido, el de las diferencias de aptitud y de herencia, pero sin que se produjera cambio, sí que puede describirse con una ecuación de Price. Pensemos que los individuos grandes tuvieran un valor de $Z = 2$ y que los pequeños tuviesen uno de $Z = 1$. El efecto del primer término, es decir, el efecto de la reproducción diferencial, se equilibra exactamente con el segundo término, el que representa el fracaso de la descendencia para parecerse a sus progenitores. Por ello Z, es decir, el valor medio de Z, permanece constante. Puede usarse una ecuación de Price para representar el cambio evolutivo en distintos niveles parte/todo de un sistema simultáneamente, ya que el término que está a la derecha del todo a menudo puede dividirse en dos términos que representan los papeles de las diferencias de aptitud y la herencia en entidades de un nivel inferior.

3.2. Explicaciones del origen y explicaciones de la distribución

A menudo se describe la selección natural como la clave para

entender el modo en que llegan a existir organismos complejos como resultado de procesos naturales. Pero también se describe a menudo la selección natural como un «filtro»: una vez que se dan variaciones, algunas de ellas se mantienen mientras que otras se pierden. Un proceso de filtrado no puede crear nada, sino que presupone la existencia de esas cosas que han de ser filtradas. ¿Es un error entonces pensar que la selección tenga algo así como un papel *creativo* en la evolución?

Se ha señalado a menudo que Darwin descubrió un factor puramente negativo. Un ejemplo temprano de este modo de ver las cosas lo tenemos en Hugo de Vries, un biólogo de comienzos del siglo XX importante para la historia de la genética. De Vries señaló que «para poder ser seleccionado, previamente ha debido de producirse un cambio» (1909).

> [La selección natural] es sólo un tamiz, no una fuerza de la naturaleza, no una causa directa de mejora […]. No tiene nada que ver con cada paso singular de la evolución. El tamiz sólo actúa una vez que el paso ya ha sido dado, eliminando a los no aptos. (1906, pp. 6-7)

Para examinar este asunto más de cerca introduciré nueva terminología, distinguiendo entre *explicaciones del origen* y *explicaciones de la distribución*[17]. Cuando explicamos una distribución *presuponemos* la existencia de un conjunto de variantes en una población y explicamos por qué tienen la distribución que tienen o por qué su distribución ha cambiado. Algunas de estas variantes pueden ser frecuentes mientras que otras serán más raras. Algunas pueden haberse perdido en una población, habiendo estado presentes en el pasado. Una explicación del *origen*, en cambio, apunta al hecho en sí mismo de que una población haya llegado a albergar individuos de un tipo en particular. No importa cuántos haya, lo relevante aquí es sólo cómo ha llegado a haber alguno en lugar de ninguno. Así que ahora explicamos cómo aparecieron en primer lugar esas variantes que se dan por descontado cuando explicamos una distribución.

Casi todo el mundo está de acuerdo con que podemos usar la selección natural para explicar las distribuciones. En principio, parece que la selección no desempeña ningún papel en las

explicaciones del origen, ya que lo único que puede hacer es organizar lo que ya existe; esto no quiere decir que la biología evolutiva como tal no pueda explicar los orígenes. Los explica en términos de lo que hoy denominamos «mutación», junto con la recombinación de características a través del sexo. (De Vries fue la persona que introdujo el uso moderno del término «mutación»). Podría ser que la selección sirviese para explicar la distribución mientras que la mutación sirviera para explicar el origen.

Sin embargo, yo pienso que la selección es esencial en muchas explicaciones sobre el origen, y lo es desempeñando un papel creativo en el proceso evolutivo. Darse cuenta de este hecho es parte del mérito de Darwin ya que, por lo que sabemos, fue el primero en verlo.

La selección no es la causa inmediata o próxima de una nueva variante. Digámoslo otra vez: las más importantes fuentes inmediatas de variación son la mutación y la recombinación. Sin embargo, la selección natural puede remodelar una población haciendo que una variante *sea producida con más probabilidad* por las fuentes inmediatas de variación de lo que ocurriría si no existiese. Como la selección modifica el trasfondo sobre el que operan la mutación y la recombinación, modifica lo que estos factores pueden producir.

Supongamos que estamos explicando la evolución del ojo humano. Para construir la base genética del ojo humano fue necesario reunir muchos genes. Consideremos una colección de material genético, *X*, que contiene todo lo necesario para hacer un ojo, en lo que respecta a los genes, excepto por una mutación. Así que este trasfondo *X* es tal que *si* surge una nueva mutación en particular frente a *X*, limitará(22) la evolución del ojo. Inicialmente *X* era poco común en la población —era el producto de una mutación que produjo *X* a partir de otro precursor, *W*—. La selección puede hacer que sea más probable la aparición del ojo haciendo que *X* sea más *común*. Esto incrementa el número de «experimentos independientes» en los que una única mutación puede dar lugar al ojo. Si *X* sigue siendo poco frecuente en una población, entonces será mucho menos probable que mutaciones adicionales produzcan un ojo, dado que la mutación adecuada ha de darse exactamente en el lugar adecuado —en un linaje en el que *X*

está presente—. La selección pone al ojo en una situación en la que resulta accesible a la mutación de un modo en el que no lo estaría si no se hubiese dado.

En el ejemplo se cuenta la historia hacia atrás desde un rasgo que nos resulta interesante. Pero el proceso mismo es algo que va hacia adelante e implica muchos de estos pasos, lo que no implica que podamos adivinar desde el antes lo que va a ocurrir después(23). Cuando denominamos a algo «intermediario» o «precursor», estos términos sólo pueden usarse retrospectivamente y la historia también podría ser contada sin ellos. Hay una población en un instante t en la que se dan variantes. Algunos rasgos son útiles para el organismo que los tiene y otros no lo son. Son útiles para lo que están haciendo en el instante t, no para aquello a lo que puede que se dediquen más tarde. Aumentan los rasgos útiles y este incremento crea espacios en los que surgen nuevas variantes. Lo que sea que se favorezca en el instante t modifica el trasfondo sobre el que aparecen las ulteriores mutaciones. A veces este proceso no conduce a nada que nos llame la atención como algo relevante, sin embargo a veces produce ojos y cerebros.

Por eso, la selección tiene un papel creativo, aunque sea verdad que en cada caso «para ser seleccionado ha de haberse producido en primer lugar un cambio», como señalaba De Vries[18]. Esto puede decirse de un modo más sencillo: si puedes llegar con facilidad desde X hasta Y, pero con dificultad desde W, entonces puedes hacer que sea más probable que surja Y haciendo que haya muchos X y pocos W, en comparación con una situación en la que hubiera muchos W y pocos X. Como señala Patrick Forber (2005), en un contexto biológico esto normalmente requiere que el rasgo Y sea el producto de muchos genes o, al menos, de mucho ADN. Si un nuevo rasgo puede darse como tal a través de un único cambio en el trasfondo, la selección no hace más probable que se dé. Pero eso no es lo que pasa con los ojos o los cerebros, pues para que hayan evolucionado han tenido que darse cambios en una gran parte del ADN.

Llegados a este punto, podría sostenerse que no ha sido *la selección misma* la que ha originado los cambios; que aún se deben a la mutación. Hagamos una comparación a tres bandas,

comparando la mutación sola, la selección sola, y mutación y selección juntas. La selección sola no puede producir cosas nuevas, aunque puede conservar las buenas ya existentes. La mutación sola puede producir cosas nuevas, pero de un modo indiscriminado. No hay casi ninguna posibilidad de producir ojos o cerebros. La selección y la mutación juntas pueden producir ojos y cerebros. Así que podría decirse que es *sólo la combinación* de selección y mutación la que es creativa, y sería correcto. Podría añadirse que la selección es tan creativa como la mutación. Pero quizá esto sea un poco exagerado, ya que hay una minúscula posibilidad de que la mutación sola pueda producir un nuevo rasgo complejo, algo que la selección sola no puede hacer. Y quizá resulte erróneo decir que cada parte es «creativa» ya que es sólo la combinación, la selección más la mutación, lo que desempeña un papel crucial. Pero es erróneo pensar que la selección sólo explica la distribución mientras que la mutación sólo explica el origen.

Como señalamos en el primer capítulo, Darwin tuvo predecesores que atisbaron la idea de variación y selección, aunque casi sin desarrollarla. Una de las razones de ello es que, en las hipótesis de éstos, el proceso no se *iteraba*. Las cosmologías de Empédocles o Lucrecio, por ejemplo, postularon un periodo especial al comienzo del mundo en el que surgieron las variaciones, periodo seguido por la desaparición de los monstruos. Si no se da un proceso en el que el resultado de la selección se reintroduce en otra ronda de variaciones, la selección no desempeña ningún papel en la explicación del origen de nuevas estructuras.

También puede verse una diferencia entre la obra de Darwin y el «neodarwinismo» que le siguió en el siglo XX. Darwin pone el énfasis en las explicaciones del origen. Las explicaciones que da acerca de las distribuciones son simples: aparece una nueva variante y, o bien se propaga o bien se pierde. La iteración de muchos de estos eventos es lo que explica cómo nuevos tipos de organismos llegan a existir. Desde los años treinta para acá han aparecido nuevas explicaciones más sofisticadas, posibilitadas por la genética de Mendel. En autores como Fisher (1930), Haldane (1932) o Wright (1931) encontramos la idea de una partícula discreta, el gen, que se hereda intacto través de varias generaciones, se combina con otros genes y se hace más o menos frecuente —tal vez alcanzando una

frecuencia de equilibrio estable— en el acervo génico.

Destacaré un último asunto relacionado con las explicaciones del origen. He dicho que la selección puede hacer más probable la evolución de los ojos haciendo que los precursores del ojo sean más frecuentes. Pero el término «frecuente» puede resultar ambiguo —un rasgo puede ser más frecuente en términos *relativos* o en términos *absolutos*—. A menudo se describe la selección natural en términos de sus efectos sobre las frecuencias. El tipo *A* es favorecido por la selección si se vuelve más frecuente en relación a *B*, haya o no haya más *A* de los que había antes. Esto no representa problema alguno en el contexto de la explicación de distribuciones, donde uno puede tener en cuenta o no los números *absolutos*. Pero para que la selección haga que la evolución del ojo sea más probable de lo que lo era antes, tienen que incrementarse los números absolutos de precursores del ojo. Vemos entonces que la popular metáfora de la selección como un «tamiz» o un «filtro» no es buena. En la mayor parte de casos de selección natural el número de algunos tipos disminuye, mientras que el de otros aumenta. La selección filtra reduciendo el número de algunas variantes pero amplificando otras.

Supongamos que tenemos una población de precursores del ojo y de no precursores del ojo. No suele tenerse en cuenta que la evolución del ojo podría volverse más frecuente o bien porque haya aumentado sólo la cantidad de precursores del ojo, o bien porque lo que haya aumentado sea la cantidad de *todos* los tipos. Esto puede pasar, durante un tiempo, en algunos entornos. Cuando fueron introducidos por primera vez los conejos en Australia, en la época de la colonización, su número aumentó de modo explosivo. Ciertamente los conejos más aptos proliferaron, pero muchos de los menos aptos proliferaron también. Con el tiempo se alcanzó una situación en la que para que se incrementase la cantidad de uno de los tipos tenía que disminuir la de otro. Se vuelve relevante la «lucha por la vida», en la que insistía Darwin. Algunos estudios modernos consideran la lucha por la vida como una parte no esencial de la teoría de Darwin, algo que vino de la influencia del pesimista Malthus y su contexto decimonónico. Pero el hecho de la escasez de recursos —cuando es un hecho— vincula el éxito reproductivo con el éxito reproductivo absoluto. La selección, en el sentido en que la entiende Darwin, es tanto un amplificador como

un filtro, y es la amplificación lo que resulta determinante para su papel creativo.

3.3. Unidades de selección

Tal y como la hemos discutido hasta ahora, la teoría de la evolución por selección natural intenta explicar cómo tiene lugar el camino en una población de organismos. Los organismos experimentan variaciones, los organismos transmiten sus rasgos a la siguiente generación, los organismos difieren en su éxito reproductivo y, como resultado, la población o la especie cambia. Pero enseguida se vio que este patrón darwiniano de explicación podría aplicarse a otras cosas. A menudo esto se dice explícitamente en los resúmenes que se hacen a este respecto; se dice que el principio de Rosenberg y Kaplan, que vimos en la sección 3.1, es válido para todo «sistema reproductivo». Y aquí tenemos otro ejemplo: «la evolución puede darse siempre que haya unidades reproductivas que den lugar a otras unidades similares que hereden algunas de las características de las unidades progenitoras» (Doebeli e Ispolatov 2010, p. 676).

Encontramos algunas aplicaciones de esta idea dentro de la biología misma: puede darse la evolución por selección natural en un muchos niveles distintos de una jerarquía de partes y todos; puede operar sobre los genes, las células, los organismos, los grupos y quizás especies. Otro conjunto de aplicaciones aparece fuera de la biología. Se ha visto la selección natural operando sobre las ideas, las tecnologías, las empresas en un mercado y los patrones de comportamiento en una cultura. Esta sección considera lo que ocurre en el interior de la biología (y continuará en el capítulo 5) y la siguiente sección considera el resto de aplicaciones.

La biología del siglo XX desarrolló el darwinismo representando el cambio evolutivo a nivel de los genes. Esto llevó a veces a la idea de que el cambio evolutivo *es* el cambio de la frecuencia de los genes en el acervo génico. Una versión rigurosa de este modo de ver las cosas fue desarrollada por George WIlliams (1966). Williams la desarrolló como parte de una crítica de las explicaciones en términos del «bien de la especie» y del bien de otras grandes unidades como los ecosistemas o las poblaciones. ¿Podría ser que la

cooperación, el altruismo y la contención evolucionaran porque hacían que grupos enteros o incluso especies estuvieran mejor adaptados que sus rivales egoístas? No, dijo Williams; incluso en el caso de que el altruismo o la contención hicieran que un grupo fuese, en algún sentido, «mejor», nada impediría que un mutante egoísta *invadiese* el grupo armonioso y floreciera a expensas de los compañeros que se comportan bien. El proceso competitivo de nivel más bajo dentro del grupo normalmente se impondrá sobre cualquier ventaja que pudiera tener el grupo como unidad.

A la vez que criticaba las explicaciones en términos de beneficios a nivel grupal, Williams sostuvo que *todos* los procesos evolutivos, incluso aquéllos con los que estamos más familiarizados, en los que los organismos compiten dentro de una población, pueden entenderse a nivel genético; siempre ocurre que aumenta la frecuencia de un *alelo* (una forma alternativa de un gen) porque tiene una ventaja general o neta sobre otros alelos rivales en ese *locus* (su posición en el genoma), como consecuencia del conjunto de los efectos que este alelo tiene sobre las células u organismos que lo contienen. Richard Dawkins (1976) defendió una versión colorida y sombría(24) de esta concepción, considerando a los organismos como nosotros como «gigantescos y estúpidos robots», programados por nuestros genes (cap. II). Para Dawkins toda evolución es el resultado de largas luchas entre genes egoístas. Los genes pueden persistir bajo la forma de copias mientras que organismos y grupos vienen y van, «como las nubes en el cielo o las tormentas de arena en el desierto» (cap. III). A pesar de que los organismos, como nosotros mismos, son partes importantes del mundo de lo vivo, no somos las *unidades de selección*, y cualquier cosa que evolucione no lo hace por *nuestro* beneficio sino en beneficio de nuestros genes.

Una réplica a este argumento es que a pesar de ser en general posible «seguir la pista» de un proceso evolutivo observando qué ocurre con las frecuencias de los genes, no es posible *explicar* lo que pasa permaneciendo [sólo] en el nivel genético. Normalmente los cambios en las frecuencias genéticas son el resultado de las vidas y muertes de organismos enteros y, a veces, resultan afectados por la competencia entre unidades más grandes como familias o tribus. La mayor parte del tiempo la selección natural «considera»

unidades más grandes, como los organismos, no los genes (Gould 1980, Sober y Lewontin 1982).

Empieza a parecer que detrás de esta disputa hay una ambigüedad de algún tipo, un fallo al distinguir elementos. David Hull (1980) distinguió dos modos distintos de entender «unidades de selección» modificando el análisis de Dawkins. Hull sostuvo que en todo proceso evolutivo pueden verse dos funciones. Estas funciones pueden ser desempeñadas por las mismas cosas o por cosas distintas. En primer lugar debe haber *replicadores*, es decir, cosas copiadas de un modo fiable a lo largo de las generaciones. En segundo lugar, debe haber *interactuadores*, es decir, cosas cuyas actividades e interacciones con el entorno hacen que unos replicadores sean copiados a un ritmo más alto que otros[19]. Si consideramos la evolución en humanos, los replicadores son los genes y los interactuadores son los organismos. Pero hay veces en las que el papel de interactuador pueden desempeñarlo grupos o especies y hay veces en las que lo pueden desempeñar células o genes. Por lo que concierne a los replicadores, normalmente son los genes, a veces lo son organismos asexuales (para Hull, no para Dawkins), y a veces otras cosas, pero no lo son los organismos como nosotros, pues los organismos que se reproducen sexualmente no se *copian* a sí mismos. Nosotros transmitimos genes que siempre se dan en combinaciones únicas.

Según este análisis, los que sostienen que organismos y grupos son partes importantes del proceso evolutivo pueden tener razón cuando se trata de su importancia como *interactuadores*, pero esto no cambia el hecho de que los genes sean *replicadores*.

Este modo de ver las cosas parece aclarar muchas confusiones y fue adoptado tanto en biología como en filosofía (Lloyd 1988, Sober y Wilson 1998, Gould 2002). Yo solía pensar que era útil, pero ahora creo que es un error (aunque parte de este marco reaparecerá en el capítulo 5 con una posible nueva función). El modo más rápido de ver que hay algo erróneo en este planteamiento consiste en prestar atención al sumario de Lewontin que hemos visto antes. Tal sumario presentaba algunos problemas de detalle, pero exponía todo lo necesario para que se produzca evolución por selección natural. Y en ese análisis no hay dos tipos de cosas sino sólo uno: las entidades en una población que van variando, que heredan

rasgos de sus progenitores y que se distinguen por su éxito reproductivo. Si tenemos cosas con *ésas* propiedades, ya tenemos todo lo necesario. La transmisión de replicadores es un posible mecanismo de herencia, pero no es el único posible. Si se van transmitiendo genes de generación en generación, los genes *mismos* pueden satisfacer las tres condiciones de variación, herencia y reproducción diferencial, pero afirmar esto conlleva abandonar la distinción replicador-interactuador y usar el mismo criterio para organismos, genes, grupos y todo lo demás.

Creo que éste es el enfoque adecuado, aunque con ello no cerramos el problema de las unidades de selección; reaparecerá en los capítulos 5, 6 y 8.

3.4. Darwinismo universal

Una vez que entran en escena las ideas de variación y selección, es tentador aplicarlas a muchos otros sistemas. Se ha visto la dinámica darwinista, o algo parecido, en el cambio científico, en el cambio tecnológico, en el aprendizaje individual así como en otros lugares. Una de las citas que utilicé para resumir la evolución por selección natural —«la evolución puede darse siempre que haya unidades reproductivas que den lugar a otras unidades similares que hereden algunas de las características de las unidades progenitoras»— proviene de un artículo acerca de la *religión*; ofrece una teoría sobre cómo las religiones compiten y se difunden, aunque no por medio de ningún tipo de «gen religioso» sino mediante procesos culturales. ¿Son estas analogías sólo aproximaciones superficiales a estos otros procesos? ¿Puede ser incluso que estén equivocadas? ¿O pueden ayudarnos las ideas darwinistas a entender el cambio en estos otros sistemas?

El Darwinismo puede considerarse la base de una teoría general de todo cambio de un cierto tipo. Denominaré a esta categoría cambio *adaptativo* —un cambio que conlleva una mejora en el diseño de un sistema o en su habilidad para lidiar con su entorno—. (La idea de adaptación se tratará con más detenimiento en el siguiente capítulo). Esta ampliación del darwinismo puede ser tanto explicada como motivada si observamos algunos ejemplos. En primer lugar veamos una teoría del aprendizaje en humanos y

animales desarrollada por Edward Thorndike (1911) y B. F. Skinner (1974): a menudo los organismos producen nuevos comportamientos de modo azaroso, probando nuevas cosas de vez en cuando. Si un comportamiento tiene consecuencias favorables en una situación dada, se conserva. Cuando esa situación surge otra vez, es más probable que el organismo produzca el mismo comportamiento.

En segundo lugar, podemos ver también una explicación del cambio científico mismo. Karl Popper (1959) pensaba que el cambio científico se produce por un ciclo interminable de *conjeturas y refutaciones*. Los científicos, imaginativamente, van proponiendo nuevas teorías, yendo más allá de los datos, y entonces intentan refutar estas teorías reuniendo más observaciones como pruebas. Conjetura y refutación; ensayo y error; mutación y selección.

Un tercer ejemplo nos trae de vuelta a la biología. ¿Cómo aprenden nuestros cuerpos a reconocer los virus y bacterias que nos invaden? ¿Cómo funciona la «inmunidad adaptativa» en organismos como nosotros? Las primeras propuestas sostenían que, de algún modo, el cuerpo recibe la impresión del invasor, como al estamparse una forma en una tablilla de cera. En lugar de verlo así, Nils Jerne (1955) y Macfarlane Burnet (1958) propusieron que el sistema inmunológico usaba un mecanismo de variación y selección. Produce de un modo «azaroso» muchos anticuerpos distintos y cuando resulta que una célula hace anticuerpos que pueden unirse a un invasor, se hace que estas células proliferen a expensas de otras. La investigación posterior sobre la respuesta inmune ha complicado esta imagen, pero la idea básica se ha conservado. También se piensa que el desarrollo del cerebro en la infancia y la primera juventud se produce mediante un proceso de selección, aunque creo que aquí la analogía se vuelve cada vez más débil: la forma de construir un cerebro en crecimiento consiste en comenzar con *demasiadas* conexiones entre las neuronas para luego eliminar aquellas que no desempeñan una función útil y reforzar aquellas que sí (Changeux 1985, Edelman 1987). Una teoría más especulativa dentro de esta misma familia es la que afirma que el cambio cultural, especialmente lo que concierne a mejoras en habilidades y tecnología, ocurre mediante un proceso por el que

nuevas ideas y conductas van surgiendo de tiempo en tiempo y algunas de ellas se difunden al ser más *imitadas* que otras. Examinaré esta teoría en el capítulo 8.

A partir de todo esto resulta tentador ofrecer una gran teoría: *siempre que se produce un cambio adaptativo, algún tipo de proceso de variación y selección es responsable de ello*. Esto sería una especie de «Darwinismo universal». Teorías de este tipo han sido desarrolladas por Donald Campbell en psicología (1960), Daniel Dennett en filosofía (1974), y por otros en otros campos.

En algún momento del siglo XX parecía, de hecho, que *todo* era variación y selección. Pero hoy en día se hace más difícil ver las cosas así. La teoría del aprendizaje de Thorndike-Skinner y la teoría de la ciencia de Popper no son aceptadas con suficiente amplitud en sus respectivos campos. Ambas han acabado por resultar demasiado simplificadoras, aunque éste no es el fondo del problema. Exageran la importancia del puro ensayo y error. A veces, la variación y la selección que se dan en una escala temporal construyen un sistema que puede adaptarse al mundo de modos que *no* se basan en la variación y la selección (Amundson 1989). La evolución por selección natural ha desarrollado nuestros cerebros y quizá no se podrían haber hecho de ningún otro modo. Pero una vez hechos, nuestros cerebros pueden hacer algo más inteligente que simplemente ir produciendo nuevos comportamientos —o creencias— y ver si funcionan. Podemos razonar lógicamente y planificar (al menos parte del tiempo) y conformar ideas y comportamientos sin tener que *exponerlos* a cada paso. A veces la variación y la selección producen más variación y más selección, como en el sistema inmune de los vertebrados, produciendo a veces otras cosas**(25)**.

De modo que también hay un «darwinismo universal» más moderado: siempre que tengamos un sistema en el que se produzca cambio adaptativo, debe haber *por algún lado***(26)** variación y selección, pero un proceso de variación-y-selección puede tener como resultado una maquinaria que crea ulteriores mejoras trabajando de otro modo. (Richard Dawkins, la persona que acuñó la expresión «darwinismo universal», tenía en mente algo parecido a esta segunda concepción).

Dejando a un lado las ideas más ambiciosas, resulta fructífero

seguir considerando las relaciones entre distintos procesos de selección. Podemos comenzar reconociendo una categoría muy general: sistemas en los que hay variación y donde las variantes exitosas se vuelven más frecuentes o son conservadas con más facilidad. Luego podemos dividir esta clase en dos. Por un lado, tenemos casos en los que la conservación de las variantes exitosas se lleva a cabo mediante un mecanismo más centralizado. El aprendizaje por ensayo y error es así; una conducta exitosa *no produce más conductas*. En lugar de ello, hay algo en el cerebro que registra los buenos resultados obtenidos de un comportamiento y genera un comportamiento similar en ocasiones posteriores. En la medida en que el cambio cultural en una sociedad humana lleva consigo la retención y la transmisión de las innovaciones exitosas, quizá aquí se dé una mezcla de ambos modos junto con otras cosas. Tanto en el caso del cambio cultural como en otros casos, aunque suele discutirse si este o aquel proceso es o no «darwinista», lo que encontramos son muchas diferencias de grado. Los procesos pueden ser más o menos darwinistas y pueden desplazarse, rápida o lentamente, respecto de su estatus(27). Hay distintas dimensiones relevantes aquí. ¿Se produce la nueva variación de un modo indirecto? ¿El modo de producir las nuevas variantes permite la acumulación de pequeñas mejoras? ¿Las variantes de éxito se propagan reproduciéndose o de algún otro modo?

Una vez que vemos el poder de un mecanismo de variación y selección iterado resulta sorprendente que la historia de las teorías de este tipo vaya *desde* la biología de Darwin hasta las otras aplicaciones. El cambio evolutivo en biología es lento e inaccesible y el papel que cumplen la variación y la selección sólo se detecta entre una gran cantidad de ruido. Darwin pudo contar con la ayuda de la analogía con la cría selectiva de animales y plantas en granjas, pero en el aprendizaje por ensayo y error, o con la propagación de una invención por imitación, todo sucede en una escala mucho más fácil de observar. Una vez que ponemos la atención en estas cosas queda claro el papel desempeñado por *algún* tipo de variación y selección. Pero —por elegir un linaje como ejemplo— las teorías del aprendizaje y el conocimiento de gente como Locke, Hume o Kant, no se dieron en absoluto cuenta de ello[20]. Hay una historia alternativa, otro mundo posible, en el que Darwin u otra persona

habría comprendido cómo operan la variación y la selección en otras áreas más obvias y entonces las habría utilizado para el caso, menos obvio, del cambio biológico. Pero en la historia real, fue la aplicación difícil la que surgió en primer lugar y las demás llegaron más tarde.

LECTURAS ADICIONALES

Sobre las relaciones entre Darwin y las concepciones modernas, Lewens (2010), Sober (2011); acerca de la aptitud y la deriva, Ariew y Lewontin (2004), Walsh *et al.* (2002), Millstein (2006), McShea y Brandon (2010); sobre las explicaciones evolutivas, Beatty (2006); sobre las unidades de selección, Lloyd (2001), Okasha (2006); acerca de las teorías generales de la selección, Hull *et al.* (2001); para otras aplicaciones del Darwinismo, Dennett (1995), Wilson (2002), Hodgson y Knudsen (2010).

4. ADAPTACIÓN, CONSTRUCCIÓN, FUNCIÓN

Algunas teorías científicas se las ven directamente con el lugar que ocupan los humanos en el conjunto de la red de causas y efectos del universo. Encontramos claros ejemplos de estas teorías en las concepciones materialistas y deterministas, como también en sus rivales. Otras teorías hacen lo mismo, pero de un modo menos evidente. Pueden tratar de si estamos aquí por una razón o por accidente, o de si nuestras vidas tienen un propósito más allá de nuestras decisiones. Con una sutileza aún mayor, pueden indagar sobre si nuestras acciones (quizá en cuanto humanos o quizá en cuanto seres vivos) son fundamentalmente *reactivas,* respondiendo a patrones o demandas que se originan fuera de nosotros o si, en algún sentido, somos nosotros los que mandamos, imponiendo una estructura a la experiencia o, quizás, al universo. Este capítulo trata sobre una familia de conceptos que desempeñan dos papeles para la filosofía de la biología: por un lado, suscitan problemas específicos desde un punto de vista biológico y, por otro, se ocupan de cuestiones más amplias relacionadas con nuestro lugar en el mundo.

4.1. Adaptación

Parte del pensamiento de Darwin estuvo motivado por la necesidad de explicar la *apariencia de diseño* y la *adaptación* en el mundo de los seres vivos. Estos fenómenos habían sido usados como prueba de la existencia de un Dios creador, especialmente por parte de autores de la tradición de la «teología natural» (Paley 1802/2006), y cualquier concepción que eliminara a Dios de la biología tenía que enfrentarse a ellos. Algunos biólogos recientemente se han hecho eco de la posición de Darwin a este respecto, señalando que «el problema cardinal de la biología» consiste en explicar la adaptación y la apariencia de diseño [21].

¿Qué es exactamente lo que hay que explicar? No ayuda mucho decir que el problema es el de la «apariencia de diseño». ¿Qué

características *reales* de los organismos hacen que *parezcan* diseñados? Algunas respuestas a esta pregunta son más bien metafóricas. El experto en genética Dobzhansky se valía de analogías musicales. Hablaba de la adaptabilidad en términos de «armonía» y decía que los organismos estaban «sintonizados a las condiciones de su existencia» (1955, pp. 11, 12). Más allá de las metáforas, parece haber aquí dos elementos en juego. Uno es la *complejidad organizada* de los seres vivos, el estar compuestos por piezas que operan juntas de modo afinado (otra vez la música…). El otro lado de la cuestión tiene que ver con las relaciones entre los organismos y sus entornos; parece haber una buena adecuación, un buen modo de encajar entre los organismos y las circunstancias de sus vidas.

Cada uno de estos elementos plantea en cierto modo cuestiones distintas. En primer lugar, ¿cómo podemos distinguir entre complejidad organizada y complejidad desorganizada? Lo que vimos al enfrentarnos en general al problema de la organización en el capítulo 2, puede ser también de utilidad aquí, pero lo que más nos importa es un asunto más específico: en algunos sistemas las partes trabajan juntas de un modo que muestra las características distintivas de la actividad viva. Consideraré con más atención el tema de la «actividad viva» en el capítulo siguiente. Por ahora quiero destacar que el primer lado del problema se reduce a la cuestión de si la biología puede explicar el origen de los sistemas vivos y cómo han ido formándose hasta producir formas complejas. Es una cuestión a la que se enfrenta toda la biología evolutiva, no un desafío específico que tenga que ver con el «diseño».

Echemos ahora un vistazo a la adaptabilidad. Aquí resulta un tanto sorprendente el camino que ha tomado gran parte de la investigación. La adaptabilidad parece ser una característica de los organismos que conduce al éxito evolutivo: los organismos mejor adaptados tienen más probabilidades de sobrevivir y reproducirse. Pero hacer una generalización como ésta parece indicar que hay una característica abstracta, la adaptabilidad, que podemos ver a veces en las hormigas, otras veces en los abetos y otras en los virus, y que en todos los casos aumenta sus probabilidades de tener éxito. Al plantearse la cuestión, mucha gente responde pensando que no puede haber un rasgo así. Está bien hablar de adaptabilidad y

adaptación, pero estos términos deberían entenderse de un modo más limitado. Un rasgo particular es una *adaptación* si, de hecho, ha resultado favorecido por la selección natural, implique o no una cierta armonía con el entorno (Brandon 1990, Sober 1993). Un organismo muestra *adaptabilidad* o un rasgo es *adaptativo*, si es *probable* que tenga éxito en la selección natural. Para cada caso particular habrá alguna razón de por qué es probable que ese organismo se reproduzca o de que sea probable que ese rasgo se propague, pero estas razones serán diferentes para cada instancia**(28)**.

Así que si alguien dice que la adaptabilidad es una característica general del mundo de lo vivo, ¿qué está diciendo? Está diciendo que muchos organismos tienen características particulares que los hacen propensos a tener éxito, dados sus entornos, en procesos de selección natural. Esto no es decir mucho, sobre todo si tenemos en cuenta que la selección es un asunto comparativo. Y si quieres explicar el hecho de que el rasgo *A* prolifere mientras que el rasgo *B* se pierda, es decir muy poco —no es nada, pero tampoco es mucho— decir que *A* proliferó porque estaba mejor adaptado o porque hacía a los organismos mejor adaptados. Es decir que *A* triunfó por tener características que hacían probable que triunfara. Desaparece así la idea de que los altos grados de adaptabilidad son un fenómeno observable que precisa de un tipo especial de explicación. Un asunto más o menos parecido surge con la *aptitud*, tal y como hemos visto en el capítulo anterior, y hay personas que no los diferencian. Ya sea que aquí tengamos un solo problema o más de uno, el asunto es que inicialmente parece haber propiedades que implican un «emparejamiento» abstracto entre el organismo y su entorno y que tienden a conducirlo al éxito. Pero cuando se intenta señalar qué son en concreto esas propiedades, acaban por desinflarse.

A veces se ha defendido que esto supone un problema para la teoría evolutiva en su conjunto, pues la teoría esta comprometida con**(29)** un principio —*la supervivencia del más apto*, que entiendo que significa algo así como que *los organismos más aptos sobrevivirán*— que debe ser entendido de modo que sea a la vez verdadero y no trivial. Pero esto no es un problema para la teoría

evolutiva misma. La siguiente combinación de concepciones es completamente correcta: dadas las circunstancias particulares y el modo de vida de un organismo, puede tener ciertos rasgos que le proporcionen una ventaja local, pero no hay prácticamente limitaciones que restrinjan lo que puede resultar útil para un organismo en un lugar determinado. Las poblaciones van cambiando a través del espacio y el tiempo como resultado de ventajas locales que unos organismos tienen sobre otros, pero no hay ninguna característica general relacionada con la armonía que compartan todos los organismos exitosos; sencillamente cada uno tiene *algunas* características que hacen que funcione bien localmente. Hasta aquí llega el bloque de ideas darwinistas. Pero también podemos buscar más cosas, buscar similitudes abstractas entre organismos exitosos de distintos tipos, desde el paramecio hasta la secuoya, e intentar ofrecer una teoría más general de todo lo que implica la adaptabilidad. Quizá una teoría así incluiría la eficiencia en el uso de energía[22]. Podría ocurrir que lo que contribuye al éxito sea similar dentro de clases grandes de organismos, pero varíe de unas clases a otras. Éste es un problema interno para la biología evolutiva, pero no es algo que amenace sus cimientos.

Estas preguntas acerca de si usamos un concepto de adaptación más reducido o más rico, afectan en biología a los debates sobre si la selección natural es, en algún sentido, el factor más importante en la evolución, y merecen un lugar central en la teoría biológica. Concepciones como ésta son formas de *adaptacionismo* (Gould y Lewontin 1979, Godfrey-Smith 2001b). Un modo de mantener una concepción así consiste en afirmar que la selección natural se da en todas partes y configura todo lo que nos rodea. Esto puede denominarse *adaptacionismo empírico*. Una concepción distinta, más difícil de evaluar empíricamente, consiste en decir que la selección es el factor más importante no porque esté en todos lados y sea todopoderosa sino porque está *suficientemente* presente como para permitir que la teoría evolutiva resuelva un problema que no podría resolver de otro modo, el problema de cómo pueden surgir la adaptación y la apariencia de diseño sin Dios. Este punto de vista, que podría denominarse *adaptacionismo explicativo*, requiere que la adaptación y la apariencia de diseño sean características reales

del mundo de lo vivo, no sólo características de nuestro modo de percibir algunos animales y plantas. También hay una forma de adaptacionismo puramente *metodológica*: quizá el mejor modo de investigar seres vivos consista en buscar primero su adaptabilidad como una forma de organizar nuestro trabajo, incluso si esperamos que en muchas ocasiones esto no vaya a pasar.

Una tercera controversia acerca de la adaptación está relacionada con el patrón general de interacción causal entre los organismos y sus entornos. Como señalé al comienzo de este capítulo, algunas teorías surgidas de campos distintos de la ciencia y la filosofía parecen ofrecer un modo *reactivo* de contemplar los organismos, las mentes o los sistemas biológicos en general. Ofrecen teorías acerca de cómo nosotros (o cosas parecidas a nosotros) nos adaptamos a patrones y acontecimientos que se generan fuera e independientemente de nosotros. Estas contrastan con otras concepciones que nos ven (a nosotros y a cosas parecidas a nosotros) como seres que nos *imponemos* sobre nuestros entornos. Las teorías del conocimiento, por ejemplo, no están de acuerdo acerca de si el papel de la mente es principalmente el de responder a patrones en la experiencia o el de imponer una estructura a la experiencia o quizá incluso a la realidad misma. Ésta es una de las cuestiones a debate en las concepciones «empiristas» de la mente y el conocimiento en la tradición de John Locke y David Hume, que hacen hincapié en la sensibilidad de la mente, y se contraponen al tipo de concepción «idealista» que puede verse en Immanuel Kant o en G. W. Hegel (aunque estos términos, empirista e idealista, se usan también de otros modos)[23]. Se han dado debates análogos en el interior de la biología y en sus proximidades, y tanto filósofos como biólogos han prestado atención a estos asuntos desde los primeros tiempos del pensamiento evolucionista (véase la próxima obra de Pearce). Un tratamiento detallado de este asunto ha sido desarrollado recientemente por el experto en genética Richard Lewontin (1983, 1991).

Lewontin sostiene que la corriente principal de la biología evolutiva ha desarrollado una concepción según la cual los organismos son pasivos en la evolución, respondiendo a entornos que van cambiando independientemente. Los entornos imponen demandas sobre los organismos y los organismos se deben adaptar.

Anteriormente, en esta misma sección, señalé que a menudo se han usado metáforas para dar sentido a la adaptabilidad como una relación entre organismo y entorno. Otra metáfora habitual sirve para ilustrar lo que Lewontin tiene en mente: se dice que un organismo se adapta cuando tiene buenas *soluciones* a los *problemas* que le plantea el entorno. Lewontin considera esta asimetría —entre los entornos que llevan la voz cantante y los organismos que responden— como una parte integral del estilo de pensamiento en biología que pone el énfasis en la adaptación. Piensa que es un error. En lugar de adaptarse a sus entornos, «los organismos construyen cada aspecto de sus entornos ellos mismos» (1983, p. 104). Por ello, los organismos son activos determinantes de su propia evolución.

Lewontin ha señalado no sólo cuál es el error, sino también cómo corregirlo, mediante ecuaciones que representan el cambio a través del tiempo. Afirma que la concepción habitual nos muestra el estado de una población en evolución en el instante $t+1$ como una función del estado previo de los organismos —donde comienzan— y la presión ejercida por el entorno en el instante *t*. El entorno también cambiará a lo largo de este periodo, pero de modo mayoritariamente autónomo. Por ello,

$$O_{t+1} = f(O_t, E_t)$$
$$E_{t+1} = g(E_t)$$

Aquí f y g son dos funciones, en el sentido matemático del término, y O no es el estado de un organismo singular sino de una población o una especie. E es el entorno. Lewontin sostiene que una mejor aproximación sería aquélla en la que no sólo el estado de los organismos en $t+1$ es función del entorno en *t*, sino que el estado del *entorno* en $t+1$ es una función de cómo son los *organismos* en t[24].

$$O_{t+1} = f(O_t, E_t)$$
$$E_{t+1} = g(O_t, E_t)$$

4.2. Construcción

Según el modo de pensar defendido por Lewontin, construir entornos es una alternativa a adaptarse a ellos. También es posible usar estos términos de otro modo, de forma que la construcción no sea una alternativa a la adaptación sino una variedad de ella. Comenzaré a trabajar desde el interior del modo en que Lewontin organiza las cosas, y volveré a considerar estos asuntos al final de la sección.

¿Por qué deberíamos pensar que los organismos construyen sus entornos? Lewontin se apoya en tres tipos de fenómenos:

1. Los organismos *seleccionan* sus hábitats, eligiendo activamente dónde vivir.
2. Una vez que están en un lugar en particular, un organismo determina qué es *relevante* para él. El tamaño de un organismo y su constitución determinan si, por ejemplo, un cambio de dos grados en la temperatura es algo a lo que haya que enfrentarse o se puede sencillamente ignorar. Muchísimas cosas en la evolución dependen de la estructura estadística del entorno con el que se las ve un organismo, el patrón de variaciones por el que los estados vienen y se van. Pero ese patrón estadístico depende de cuáles sean las distinciones relevantes para la vida del organismo.
3. Los organismos *transforman* físicamente el espacio que los rodea depositando desperdicios y reorganizando los objetos a su alrededor. La atmósfera rica en oxígeno alrededor de la Tierra, por ejemplo, puede parecer algo «dado», pero es el producto de la actividad metabólica de organismos fotosintéticos.

Todos estos fenómenos son reales pero ¿qué importancia tienen? El tercero es algo que algunos organismos hacen más que otros —los castores, los gusanos o los invertebrados que forman el coral tienen un efecto enorme sobre su entorno físico, mientras que muchos pájaros y pequeños mamíferos tienen un efecto más pequeño—. Por el contrario, el segundo fenómeno no es cuestión de grado, sino que es algo que ningún organismo puede dejar de hacer. Además se trata más bien de cómo un organismo determina el modo en que el entorno afecta al organismo *mismo* y no tanto de cómo el organismo afecta a sus lugares cercanos. Si usamos las

ecuaciones que hemos visto antes, se trata de ver la importancia del valor de *O* en un instante para afectar al valor de *O* en un instante posterior, no de la importancia que tiene *O* al afectar a *E*. ¿Y qué ocurre con el primer fenómeno, con la elección de hábitat por parte de un organismo? En cierto sentido se sitúa a medio camino entre los otros dos. Un organismo, mediante su conducta, determina que una región del espacio cuente como su entorno, pero puede hacerlo sin tener que realizar cambios en esa parte del mundo físico.

En el resto de esta sección consideraré con más atención la transformación física de los entornos por parte de los organismos. Para hablar de este fenómeno a veces se usan las expresiones «construcción de nichos» e «ingeniería de ecosistemas» (Odling-Smee *et al.* 2003, Jones *et al.* 1994). Algunos biólogos sostienen que la corriente principal de la biología ha minimizado y subestimado persistentemente este factor en la evolución. Se les puede responder negando que haya sido subestimada en absoluto. Los modelos de teoría de juegos (§ 2.3) y toda una variedad de otras ideas teóricas han insistido en cómo la conducta de los organismos cambia el entorno social en el que la conducta misma evoluciona. Pero esto es un caso especial de «entorno». Otro posible modo de responder consiste en señalar que aunque es imposible *negar* que los organismos cambien el espacio que los rodea, para ciertos propósitos esto puede dejarse en segundo plano. La biología evolutiva ha pasado más tiempo describiendo los modos en que los organismos cambian en respuesta a sus entornos que en el sentido contrario, pues los fenómenos principales en este campo no resultan muy afectados por la flecha causal que va desde los organismos hasta los entornos. No puedes describirlo todo a la vez.

Un modo de responder a esta última afirmación consistiría en mostrar que es relevante para la explicación evolutiva misma que los organismos transformen sus entornos. Se ha defendido que los efectos de los organismos sobre el espacio que los rodea forman una especie de sistema de herencia; la siguiente generación hereda un entorno configurado por sus progenitores, además de heredar sus genes. Pero hay otro modo de argumentar que conecta con ideas que hemos visto en el capítulo anterior **[25]** .

Las *explicaciones del origen* en biología evolutiva explican cómo llegan a existir nuevos rasgos y nuevos tipos de organismos. La

selección natural, aunque puede parecer puramente «negativa», puede ser importante en la producción de nuevos rasgos porque cambia el trasfondo en el que opera la mutación. La argumentación que presentamos en la sección 3.2 presuponía la existencia de presiones selectivas, así como un estado inicial para algunos organismos y el entorno con el que tenían que vérselas, y trabajaba a partir de ahí. Pero ¿de dónde salió ese entorno que se suponía que estaba presente en el instante *t*? En muchos casos resultaba afectado por los organismos en el instante *t*-1. Los organismos en *t*-1 afectan el entorno en *t*; el entorno en *t* junto al estado de los organismos determina las presiones selectivas; la población cambia; y esos cambios afectan a lo que podrá producir posteriormente. De modo que las acciones de los organismos sobre su entorno en un momento dado afectan a lo que la mutación podrá generar después.

Hay una conexión entre estos temas y un modo alternativo de ver a los organismos como «activos» en la evolución. Mary Jane West-Eberhard (2003) sostiene que la corriente principal de la biología evolutiva no explica bien cómo se produce la innovación en la evolución. Cree que hay una secuencia causal que no ha sido tenida en cuenta, una secuencia por la que los organismos responden a un estímulo nuevo *haciendo* algo nuevo, usando su capacidad de flexibilizar su comportamiento, y esto hace que a partir de ese momento se modifiquen las presiones selectivas relevantes en esa población, lo cual conduce a un cambio genético. «Por estas razones, considero que los genes son seguidores, no líderes, en la evolución adaptativa» (2005, p. 6547). Este proceso no requiere de la transformación del entorno externo, por lo que es distinto de la línea argumental que hemos presentado antes. Pero es un intento similar de reorientar nuestro pensamiento sobre dónde comienzan las cadenas causales y sobre qué es «activo» en los procesos biológicos.

Hasta aquí he hablado en términos abstractos, pero hay especies en particular para las que estos efectos cobran una especial importancia. Esto nos incluye a nosotros; una enorme cantidad del medio ambiente al que se enfrenta un humano ahora es producto de

las actividades de otros humanos en épocas anteriores. Incluyendo tanto el escenario social en que vivimos —«entorno» en un sentido especial, ya que cada uno de nosotros es entorno para el otro— como la colección de artefactos perdurables y partes remodeladas del mundo que nos rodea.

A continuación reuniré algunas de las ideas que han ido surgiendo en las páginas anteriores. Cuando se hacen afirmaciones acerca de la actividad y la pasividad, de seguir y liderar, a menudo es difícil saber si hay algo sustancial en juego o meramente se trata de optar entre distintas maneras de describir y las imágenes que las acompañan. Tiendo a pensar que a menudo se trata de problemas reales, incluso en este caso. Podemos conseguir resolver cualquier confusión real poniendo primero a un lado los problemas terminológicos («adaptación», «construcción») y describiendo los fenómenos de otros modos: los organismos están incrustados en entornos y tenemos que tratar con ellos; el valor de casi cualquier rasgo de un organismo depende de cómo es su entorno y cómo es el resto de la población. Algunos factores ambientales imponen restricciones sobre los organismos, mientras que otros crean oportunidades. Frente a ellos, los organismos pueden responder cambiándose sólo a sí mismos (durante su propio tiempo de vida o en una escala temporal evolutiva) o también transformando su entorno. Si un organismo no hace cambios físicos en el espacio que lo rodea, puede cambiar su modo de relacionarse con el entorno de modo que una característica externa en particular deje de ser un problema.

Al comienzo de esta sección señalé que las transformaciones del entorno podían ser vistas como un *tipo* de adaptación o como una *alternativa* a la adaptación, y dejé esta cuestión a un lado optando por la segunda opción. Lo que acabo de decir arroja luz sobre las razones por las que surgió esta cuestión. La necesidad de adaptar el comportamiento a las circunstancias, que la efectividad de una acción sea contingente respecto del entorno en que se da**(30)**, es un hecho general. Decir esto implica usar el término «adaptar» en un sentido bastante amplio. Un modo de hacer frente a la necesidad de adaptarse a las circunstancias es transformar el entorno. También se da la posibilidad de «adaptarse» en un sentido más estrecho, considerando que adaptarse consiste en cambiarse a uno mismo,

pero dejando intactas las condiciones externas. Desde este punto de vista, la adaptación no es algo tan ubicuo.

Esta discusión del lado biológico de las cosas puede apuntar a una solución de las grandes cuestiones filosóficas relacionadas con la «receptividad pasiva» y la «construcción activa» como relaciones entre el yo y el mundo. Las distintas concepciones que se tienen a este respecto tienden a gravitar entre modelos en los que nuestras mentes son arrastradas por algo «dado» y modelos en los que son los agentes los que van imponiendo estructuras al mundo por sí mismos. Pero lo que es real es que la efectividad del pensamiento o la acción es contingente respecto del entorno en que se dan, que hay una necesidad de ajustar la acción a las circunstancias y también el hecho de que muchas respuestas efectivas a los entornos los transforman.

4.3. Función y Teleología

La familia de conceptos teleológicos incluye los de *objetivo, propósito* y *función*. La función de algo es aquello *para lo que sirve*. Un objetivo es aquello a lo que *apunta* el comportamiento de algo o hacia lo que *está dirigido*. Muchas de las actividades de los organismos vivos parecen estar dirigidas hacia objetivos y muchas de sus partes parecen existir para algo. ¿Qué relación hay entre la biología moderna y este modo de pensar acerca de los seres vivos?

Comenzaré esbozando varios modos de ver esta relación. Uno se basa en considerar que sencillamente se ha reemplazado un marco por otro. Los conceptos teleológicos resultaban fundamentales para la visión del mundo que tenía Aristóteles y también para la de muchos de los que le siguieron (§ 1.2). Este panorama teleológico de la naturaleza fue gradualmente reemplazado por otro más mecánico basado en la causalidad física [26]. Immanuel Kant escribió a finales del siglo XVIII que era absurdo esperar que apareciera un Newton de la biología, alguien que hiciese comprensible «la producción de una hoja de hierba» sin tener que apoyarse en la *intención* (1790/1987, § 75). Poco después Darwin hizo lo que Kant había dicho que no podría nunca hacerse. O quizá Darwin lo comenzó y la biología del siglo XX completó la tarea. A primera vista, los agentes inteligentes tienen objetivos e intenciones, pero estos agentes son sistemas

físicos y sus intenciones son estados internos que guían su comportamiento. El darwinismo explica por qué *parece* que otras estructuras vivas persiguen objetivos cuando, de hecho, sólo están operando fuerzas mecánicas ciegas. La evolución no tiene un propósito, los organismos y sus partes no existen para nada(31), y la teleología es una ilusión excepto en aquellos casos donde haya un agente inteligente tomando decisiones basadas en razones.

Un segundo punto de vista defiende que la teoría evolutiva mostró que, aunque Dios o algún otro factor sobrenatural no sean la *fuente* de las funciones y los objetivos de las estructuras biológicas, estas propiedades pueden ser reales. Cuando un rasgo o una estructura han sido seleccionados y mantenidos porque tienen un efecto *X*, tiene *X* como su función. Esto vale tanto para los rasgos de plantas o bacterias como para organismos inteligentes. La biología moderna ha reemplazado una fuente de propiedades teleológicas por otra y ha reducido también el número de cosas que pueden ser entendidas teleológicamente, pero éstas aún incluyen todos los productos de la evolución, no sólo los agentes inteligentes.

Un tercer modo de plantear las cosas, un camino intermedio, consiste en defender que el pensamiento teleológico es parte de una «postura» que adoptamos, un modo de mirar las cosas y explicarlas. A menudo resulta ser un marco útil, sobre todo cuando se trata de sistemas evolucionados. Pretendemos que algunos objetos físicos fueron diseñados por un agente con intenciones, que las partes de estos sistemas tienen funciones y que las actividades del sistema tienen objetivos, aunque sepamos que no hubo un diseñador real. Decimos estas cosas porque a menudo nos son útiles[27].

Estas primeras tres concepciones no difieren entre sí acerca de cómo funciona de hecho el mundo. Están de acuerdo en que las antiguas concepciones teleológicas acerca de la naturaleza han sido reemplazadas. Pero difieren al señalar con qué se comprometían exactamente las concepciones predarwinistas y, por ello, también se separan al valorar la magnitud de la disrupción que ha habido.

Otros puntos de vista, que contrastan más claramente con éstas, sostienen que las explicaciones teleológicas son valiosas, quizá incluso indispensables, y en absoluto reductibles o explicables en términos de la causalidad física ordinaria. Esta defensa de la teleología a veces se lleva a cabo sosteniendo que hay deficiencias

en la propia concepción de la ciencia que tenemos, que la física debe ser ampliada (Nagel 2012); aunque en otros casos se defiende que está relacionado con cómo somos nosotros, con nuestros modos de comprender, lo que hace inevitable que describamos el mundo en términos telológicos sin tener en cuenta cómo encaja esto con lo que aprendemos de otras partes de la ciencia (Thomson 2004). Lo más distintivo y, a la vez, más difícil de defender de este punto de vista es la pretensión de inevitabilidad, la idea de que el cambio de estos hábitos de pensamiento sólo podría darse como parte de una ruptura completa de nuestra concepción de nosotros mismos como agentes. La idea de que una descripción teleológica es un modo «independiente» de concebir qué es una explicación, se vuelve además menos plausible si es posible señalar en otros términos cuándo y por qué las formas teleológicas de descripción se vuelven útiles, qué tipo de relación mantienen con la imagen que obtenemos de otras ciencias.

Teniendo todo esto en mente, en el resto de esta sección examinaré el lugar que les corresponde a los conceptos teleológicos o *cuasi* teleológicos en una concepción evolucionista del mundo. Me centraré en el concepto de función. Un punto de partida lo constituye la idea de que la función de un objeto es aquello *para* lo que está. De hecho, la biología moderna reconoce algunas ideas cercanas a ésta. En primer lugar, y del modo más sencillo posible, puede hablarse del típico papel causal de algo, especialmente de su contribución a un sistema más grande y más complejo. Éste es un modo poco exigente de hablar de funciones que no conlleva problemas. Un biólogo podría incluso delimitar y hacer suposiciones acerca del funcionamiento *normal* de un sistema sin hacerlo de un modo teóricamente denso**(32)**. Un sistema puede mostrar una serie de comportamientos que alguien en particular quiere comprender y entonces las funciones de las partes serán sus contribuciones a esos comportamientos (Cummins 1975, Craver 2001). Esto a veces se denomina concepto *sistémico* de función.

Pero también disponemos de un concepto más rico. Una parte de un sistema, como un organismo, puede tener un efecto que explica *por qué esa parte está ahí*. Bombear sangre por el cuerpo, por ejemplo, es la actividad de nuestros corazones que explica por qué están ahí.

Larry Wright (1973) sugirió que este fenómeno constituye la clave para dar sentido a la idea de función biológica; una función es un efecto de algo que «explica por qué está ahí». Éste es un concepto *etiológico* de función. Las explicaciones que aquí resultan relevantes implican varios procesos de selección distintos, incluidos los que vemos en la evolución biológica, en la imitación y en la elección deliberada. La evolución biológica es parte de una familia de procesos en los que hay un medio por el que los efectos de la presencia y las capacidades de algo son reintroducidos**(33)** y afectan a sus probabilidades de mantenerse, o afectan las probabilidades de que seres parecidos lleguen a existir en el futuro. Wright también destacó la analogía entre estos casos y aquéllos en los que lo que importa no son los efectos *reales* sino los efectos *previstos*. Por ejemplo: puedo introducir un dispositivo recién inventado para bombear combustible en el motor de un coche. Bombear combustible es entonces «lo que explica por qué está ahí», incluso antes de haberlo encendido, en la medida en que estuviese dispuesto para bombear combustible y ésa fuera la razón por la que lo pusiera ahí. Para Wright, tanto este caso como otros en los que una parte de un organismo haya sido mantenida por la selección porque *realmente* funciona como una bomba, son casos en los que está presente una *etiología de las consecuencias*.

El lenguaje elegido por Wright parece poner el énfasis deliberadamente en esta característica inicialmente misteriosa de las explicaciones teleológicas, la idea de que el futuro pueda echar una mano atrás y afectar al pasado un efecto de algo explica por qué existe para provocar ese efecto. Pero no hay misterio alguno en cuanto consideramos separadamente cómo opera separadamente cada tipo de proceso de selección. Para la evolución biológica los corazones presentes hoy en día están ahí por los efectos que tuvieron corazones previos; la capacidad de bombear sangre que tiene un corazón actual no ha desempeñado ningún papel en el proceso por el que ha llegado a existir, pero sí lo tuvieron las útiles contribuciones a la actividad viva llevadas a cabo por los bombeos de los corazones del pasado. Esto es una especie de proceso de *retroalimentación* que opera a una escala temporal muy amplia. También hay otras maneras por las que los efectos de un objeto conducen o bien a su propia conservación o bien a la producción de

más objetos del mismo tipo. Esto explica no sólo la producción de «objetos» sino también que una variable en un sistema tome un valor en particular. Procesos de retroalimentación como éste no fueron bien entendidos en ningún contexto antes del siglo XIX. Lo que está relacionado con la consideración, al final del capítulo 3, de la simultaneidad de la aparición del darwinismo y otros acontecimientos en la historia de las ideas. La retroalimentación y el siglo XIX también nos hacen pensar en la tecnología industrial y los primeros dispositivos mecanizados de control, que incluyen el «regulador centrífugo» de James Watt. Parece ser que Darwin mismo no estableció ninguna conexión a este respecto, aunque sí lo hizo Alfred Russel Wallace en el artículo que le envió en 1858, que hizo que Darwin se decidiera finalmente a publicar [28].

> Toda variedad en la que se da una deficiencia no equilibrada no podría continuar existiendo por mucho tiempo. La acción de este principio es exactamente como la del regulador centrífugo de la máquina de vapor que comprueba y corrige cualquier irregularidad casi antes de que sea evidente; y, de un modo parecido, ninguna deficiencia no equilibrada en el reino animal puede alcanzar una magnitud destacable, pues se haría sentir en el mismísimo primer paso al volver la existencia dificultosa y, con casi total seguridad, se extinguiría al poco tiempo. (1858, p. 62)

La enigmática impresión de que el futuro puede afectar al presente que producen las explicaciones teleológicas, queda eliminada si pensamos en el modo en que la selección natural y otros modos de retroalimentación permiten que los efectos presentes contribuyan al mantenimiento del estado de un sistema, a la existencia continuada de un objeto o a la producción de más objetos o estados del mismo tipo.

El acuerdo entre los viejos conceptos teleológicos y las propiedades de las cosas que pueden ser entendidas en términos de selección o de otros procesos de retroalimentación, es imperfecto. En cierta medida podemos mejorar su modo de encajar al mirar las cosas más detalladamente. Por ejemplo: a menudo usamos el término «función» para referirnos a los efectos que contribuyen al éxito o al bienestar de un sistema más grande. Es posible que algo tenga un efecto que «explique por qué está ahí» sin haber hecho

ninguna contribución útil a un sistema más grande —pensemos, por ejemplo, en un parásito que se camufla dentro del cuerpo de un huésped—. Frente a esto podría decirse que una función biológica de *X* es un efecto benéfico que tiene sobre un sistema más grande, que explica por qué *X* está ahí (como en el caso del corazón, que contribuye a la aptitud de organismos enteros). Pero no es necesario encontrar un encaje muy ajustado con otros conceptos teleológicos más antiguos. Colin Pittendrigh (1958) acuñó el término «teleonómico» para referirse a parientes o descendientes de los conceptos teleológicos que tienen un lugar dentro de una concepción del mundo evolucionista; no tiene por qué haber un acuerdo completo entre lo teleonómico y lo teleológico. Otro aspecto de esta cuestión tiene que ver con el grado de definición, a veces denominado determinación, de los hechos teleológicos. En algunas investigaciones sobre las funciones biológicas en filosofía se han intentado realizar discriminaciones muy sutiles —la función de tal parte del cerebro de la rana es *detectar moscas*, no *detectar comida* ni *detectar cosas pequeñas y oscuras en movimiento*—. Pero si las descripciones de funciones, en este sentido, son resúmenes de historias evolutivas, no hay razón para esperar este tipo de nitidez.

Otra cuestión pertinente relacionada con esta área tiene que ver con la relación entre los conceptos *cuasi* teleológicos o teleonómicos y el lado evaluativo o normativo del pensamiento teleológico. Desde un punto de vista tradicional, la función de algo es lo que *se supone* que hace, de modo que diremos que algo ha ido *mal* si sucede otra cosa. Desde un concepto mínimo de las de las funciones como rol causal, o contribuyente a las actividades de un sistema, este modo evaluativo de pensar acerca de las funciones está claramente fuera de lugar, a no ser que sea tomado como una especie de simulación. Que algo no desempeñe su papel habitual al explicar las actividades de un sistema más complejo, no significa que sea malo o inapropiado; podría ser un paso en la dirección adecuada para todos los afectados. En el caso del concepto etiológico de función, la función de algo es el efecto que tiene que explica por qué está ahí. Esto, de nuevo, no implica que sea bueno o apropiado. La función desempeña un papel en cierto tipo de explicaciones y eso es todo. Las descripciones que usan la palabra

«función» a veces pueden parecer más ricas o más fuertes; puede parecer que una cosa está rodeada por el aura cálida del propósito cuando cumple su función. Pero esto es un vestigio que ha quedado de concepciones más antiguas. No se corresponde con nada en nuestra comprensión actual de los sistemas vivos.

LECTURAS ADICIONALES

Sobre la adaptación, Brandon (1990), Orzack y Sober (2001); sobre la complejidad y la organización, McShea (1991); sobre la construcción, Levins y Lewontin (1985); sobre funciones y teleología, Millikan (1984), Buller (1999), Huneman (2012).

5. INDIVIDUOS

En la novela de ciencia ficción *Solaris*, escrita por Stanislaw Lem en 1961, unos astronautas exploran un planeta donde hay vida aunque ésta no parece estar dividida en individuos discretos. O quizá el oceánico planeta es sólo un gran individuo vivo. Por el contrario, en la Tierra los seres vivos parecen estar claramente delimitados, separados unos de otros, y ser muy numerosos. De hecho, si echamos la vista atrás hacia cómo era el mundo en tiempos prehistóricos, los organismos vivos debieron de ser algunos de los objetos *más* claramente delimitados y fáciles de contar, sobre todo antes de que la gente comenzara a fabricar artefactos.

La obviedad, los comportamientos distintivos y la importancia práctica de los organismos, dieron lugar a lo que los antropólogos denominan «biología popular», un conjunto de hábitos de pensamiento acerca de los seres vivos que todas las culturas parecen compartir (Medin y Atran 1999). La obviedad de los organismos también aparece en todo tipo de teorías. En la metafísica de Aristóteles, sus principales ejemplos de «sustancias primeras», las cosas más básicas que existen, son caballos individuales y hombres individuales.

En este sentido informal, más propio de la biología popular, un organismo parece ser algo que hace dos cosas. Un organismo se mantiene a sí mismo —se mantiene a sí mismo con vida— y se reproduce, haciendo más cosas del mismo tipo. Ésta es una manera útil de pensar acerca de la vida en muchos contextos, pero según fue desarrollándose la biología, cada vez fueron reconociéndose más casos intrigantes —casos en los que ciertamente había *vida*, pero no estaba tan claro que hubiese un *ser* vivo—. El resultado fue una discusión, que sigue activa, acerca de los «individuos» en biología, una discusión en la que las cuestiones biológicas y las filosóficas están estrechamente ligadas.

5.1. El problema de la individualidad

Los casos problemáticos comenzaron a salir a la luz a finales del siglo XVIII y comienzos del XIX, especialmente en botánica. Incluso plantas tan familiares como el roble suscitaban problemas. Como las pequeñas partes de una planta a menudo son capaces de regenerar el organismo entero, estas partes parecen tener algún tipo de autonomía. Quizá el brote o la yema sean los verdaderos «individuos vegetales» y un árbol sea una población de ellos. También resultaban enigmáticos algunos organismos marinos como los corales o las salpas (T. H. Huxley 1852). Darwin, en *El viaje del Beagle* se quedó desconcertado ante los animales marinos «compuestos» en los que «la individualidad de cada uno no es completa» (1839, p. 128). La teoría evolutiva pronto transformó estas consideraciones. Julian Huxley (el nieto de T. H.) pensó que la individualidad era ella misma un producto de la evolución, asumiendo que la historia de la vida se dirigía hacia «el individuo perfecto» (1912, p. 3).

Estos fundamentos conectan con asuntos más prácticos. Según fue desarrollándose la biología evolutiva fue convirtiéndose más y más en una ciencia que *cuantificaba*. ¿Cuánta descendencia tuvo este individuo? ¿De qué tamaño es esta población? Pero el hecho mismo de poder contar depende de ciertas hipótesis acerca de la individualidad —hipótesis sobre el momento a partir del cual tenemos una cosa nueva en vez de seguir teniendo más de lo mismo—. Cuando el lado cuantitativo de la teoría evolutiva estaba construyéndose, se pensaba en organismos fáciles de contar, como los humanos o las moscas de la fruta, pero en otros casos las cosas están mucho menos claras.

Un problema que aparece recurrentemente consiste en establecer qué relación hay entre *crecimiento* y *reproducción*. De muchas plantas brota lo que, al menos, parecen ser plantas nuevas que surgen directamente a partir de las viejas. Lo que aparentan ser cientos o miles de «álamos» temblones (*Populus tremuloides*) repartidos a lo largo de muchas hectáreas de terreno, están conectados por un sistema común de raíces del que han crecido todos ellos (Mitton y Grant 1996). Según la terminología usada por John Harper (1977), puede haber muchos *ramets*, pero sólo un

genet, o individuo genético. Se ven fenómenos parecidos en las violetas o las fresas que producen «corredores(34)» (raíces superficiales) que van por encima del suelo y dan lugar a nuevas plantas. En estos casos, los sistemas de raíces son producidos separadamente por cada *ramet* y es fácil que se rompa un corredor, produciendo una completa separación fisiológica. ¿Se trata aquí del crecimiento de un individuo continuado o de la reproducción a partir de un único progenitor? ¿Podemos decir lo que nos dé la gana? Quizá deberíamos decir cosas distintas según el contexto. Los gemelos monocigóticos humanos merecen tener dos votos distintos en las elecciones, pero en otro sentido forman una única unidad.

Otro conjunto de problemas lo suscitan las entidades «colectivas» —grupos de seres vivos que, en determinados sentidos, son como organismos o individuos de pleno derecho—. Entre los casos más importantes a este respecto tenemos las colonias de abejas u hormigas y los líquenes. Cada liquen es una estrecha asociación entre un hongo y muchas algas. A veces las entidades colectivas pueden claramente ser organismos vivos de pleno derecho; los humanos son conjuntos de células vivas. Otras veces parece que el colectivo debería considerarse sólo como una agregación de individuos de un nivel más bajo —por ejemplo, un banco de peces. Entre los dos extremos se producen muchas situaciones intermedias. Algunas anémonas marinas forman colonias en forma de estera en las que hay cierta división del trabajo entre formas reproductivas y «guerreras» que combaten contra otras colonias, pero, en ellas, los individuos interactúan sólo a nivel local y la colonia sólo está muy levemente integrada (Ayre y Grosberg 2005). Muchísimos animales viven en asociaciones simbióticas con bacterias que viven sobre ellos o en su interior y, a menudo, tales bacterias son necesarias para la vida normal de sus grandes socios.

Una manera de enfrentarnos a estos asuntos consiste en tomarnos las cosas con tranquilidad. Quizá un «individuo» biológico sea sencillamente cualquier cosa que alguna rama de la biología considere que sea digna de ser descrita. En general, éste es un modo razonable de ver las cosas. Pero nos podemos dejar mucho por el camino si optamos por tratar este asunto desde un perfil *demasiado* bajo(35). El hecho de que haya en la Tierra organismos vivos que

pueden distinguirse de los demás es algo que merece ser investigado. Los objetos biológicos aparecen de un modo recurrente y persisten en el tiempo, mientras la materia va entrando y saliendo de ellos. De tiempo en tiempo la evolución va creando *nuevos* tipos de individuos —la célula eucariota, el organismo multicelular, la colonia de hormigas—. Es razonable buscar una teoría sobre cómo funciona todo esto —una teoría evolutiva de la individualidad—.

5.2. Individuos darwinianos

Intuitivamente los seres vivos son objetos que mantienen su organización, se desarrollan y se reproducen. Comenzaré con una de estas cosas, la *reproducción*, centrándome de nuevo en el problema de distinguir reproducción y crecimiento. Algunos biólogos, motivados especialmente por este problema en las plantas, han sostenido que lo que se denomina «reproducción asexual» en plantas y otros organismos es, de hecho, crecimiento, continuación del mismo individuo, pues lo que se produce tiene los mismos genes que lo que había antes. Las propiedades genéticas únicas de un organismo determinan dónde comienza y dónde termina.

En un elegante artículo titulado «¿Qué son los dientes de león y los pulgones?» (1977), Daniel Janzen defendía un punto de vista similar. Tanto los dientes de león como los pulgones van alternando entre la «reproducción» sexual y la asexual, y las fases asexuales conllevan la producción de un huevo que es un clon genético de la madre. Janzen defendía que desde un punto de vista evolutivo un diente de león es un objeto disperso con muchas pequeñas partes, cada una de las cuales ha crecido a partir de estos huevos producidos asexualmente. Un diente de león individual puede ser tan grande como un roble, aunque tenga una forma muy distinta; un diente de león es «un árbol muy grande que no ha invertido en tener un tronco, ramas principales o raíces perennes» (p. 587; véase también Cook 1980).

Pero tanto si nos ayuda a poner un poco de orden en estas díscolas plantas como si no lo hace, no podemos valernos de esta concepción para todo. Implicaría que las bacterias no se reproducen al dividirse (salvo que haya alguna mutación significativa en el proceso). Dos cepas de bacterias en una placa, una de las cuales está

creciendo por ser capaz de lidiar con una toxina a la que no puede enfrentarse la otra, no contarían como sometidas a selección natural. Un segundo problema de esta concepción es la inevitabilidad del *mosaicismo* en organismos multicelulares. El mosaicismo es la presencia dentro del mismo organismo de diferencias de material genético, provocadas por alguna mutación o por otras formas de divergencia. Suele decirse que las células de un humano son «genéticamente idénticas», pero esto no es literalmente así. Comenzamos nuestras vidas a partir de una sola célula, pero las mutaciones se van acumulando con cada división celular. Cuando hablamos de la *identidad* genética en las células de una persona estamos haciendo una idealización; sus células son sólo muy *similares* genéticamente [29].

Comencemos de nuevo. La reproducción es tanto un producto de la evolución como una parte del proceso evolutivo. La reproducción toma diferentes formas en diferentes tipos de organismos —hay conexiones diferentes en las distintas partes del árbol de la vida—. Algunas formas de reproducción acaban siendo crecimiento y otras acaban por ser otras cosas. Por expresarlo de un modo sencillo: hay reproducción cuando uno o más individuos *progenitores* hacen un *nuevo* individuo, siendo el nuevo individuo del mismo tipo que los progenitores, entendiendo esta expresión de un modo amplio. Hay complicaciones relacionadas con todas las partes de esta fórmula —con la idea causal del «hacer», con la idea del «mismo tipo» y, como hemos visto, con los límites entre los nuevos y los viejos individuos—.

Todas las variedades de reproducción pueden dividirse en tres formas básicas, y cada una de ellas suscita diferentes problemas. En primer lugar, hay cosas que se reproducen de un modo completamente dependiente de algún tipo de maquinaria externa. Los virus y las bacterias son ejemplos de ello. Un virus puede reproducirse, pero sólo entrando en una célula e induciendo a esa célula a copiar su material genético y producir cubiertas de proteína para las nuevas partículas del virus. De un modo parecido, un gen no puede reproducirse «por sus propios medios» como lo hace una célula, pero las moléculas de ADN son copiadas por las células de modo que se van generando linajes progenitor-descendencia en las moléculas de ADN. Los seres que son como los virus o los genes

pueden denominarse reproductores *con andamios*; se reproducen con la ayuda de mucha maquinaria externa[30]. Por el contrario, las células dependen de condiciones externas, pero la maquinaria de su reproducción es interna. Los seres que son como las células pueden denominarse reproductores *simples*. En tercer lugar hay reproductores *colectivos*. Éstos son objetos compuestos de reproductores simples (o de colectivos más pequeños que, a su vez, están hechos de reproductores simples). No hay fronteras nítidas entre estas categorías. Una célula eucariota, por ejemplo, tiene algunas de las características de un reproductor simple y algunas de las características de un reproductor colectivo, porque la mitocondria que contiene conserva un remanente de capacidad para reproducirse independientemente.

Cada uno de estos tres tipos de reproducción plantea diferentes problemas al analizarlos. Aquí sólo estudiaré los reproductores colectivos. Hay casos en los que surge la cuestión de distinguir reproducción de crecimiento y en los que pueden verse cuestiones interesantes relacionadas con las colonias y las sociedades.

Un modo de distinguir la reproducción del crecimiento consiste en buscar un «cuello de botella», una fase en el ciclo de la vida que pueda reducirse a una única célula (Bonner 1974, Dawkins 1982). Un cuello de botella marca un nuevo comienzo en el ciclo de la vida; los seres que encontramos a cada lado de este nuevo comienzo son individuos distintos, ya tengan genotipos distintos o no. Esto encaja de modo intuitivo con la idea de la reproducción como un «nuevo comienzo» y también es importante desde una perspectiva evolucionista. Ya que un cuello de botella fuerza al proceso de crecimiento y desarrollo a comenzar de nuevo, una pequeña mutación en el estadio inicial puede generar una multitud de efectos posteriores. En los dientes de león y en los pulgones de Janzen, los nuevos objetos que se producen atraviesan un cuello de botella de una sola célula, así que son casos de reproducción. Pero esto no es un asunto de todo o nada. Puede haber tanto estrechamientos parciales en un ciclo de vida como estrechamientos a un estado unicelular. Esto se ve en los álamos temblones o en las fresas al hacer sus *ramets* mediante las raíces o los corredores. El cuello de botella no tiene una anchura de una sola célula, pero es más estrecho que lo que vendrá. Es un nuevo comienzo, aunque

parcial.

También encontramos estrechamientos de este tipo en las *metamorfosis*, en las que es frecuente que se produzca la muerte de la mayoría de células del cuerpo de un organismo. Los biólogos se han peleado con la distinción entre reproducción y metamorfosis (Bishop *et al.* 2006). Sin embargo, la metamorfosis tiene una característica adicional que la distingue de la reproducción y es importante desde un punto de vista evolutivo: el hecho de que en la metamorfosis un «progenitor» puede tener sólo un «descendiente»; no se da la posibilidad de la *multiplicación* como algo opuesto al mero reemplazamiento. Si no hay multiplicación en una población, el único modo de que haya diferencias de aptitud es que la población continuamente se vaya haciendo más pequeña.

Una segunda característica importante de la reproducción colectiva es la presencia de una *línea germinal* o alguna otra forma de especialización reproductiva. En mamíferos como nosotros, por ejemplo, sólo una pequeña proporción de nuestras células pueden dar lugar a un nuevo organismo completo. Las células de la línea germinal son «secuestradas» para la producción de óvulos y espermatozoides. El resto de nuestras células «somáticas» pueden reproducirse como células, aunque no pueden (mediante procesos naturales) dar lugar a un nuevo humano. En las colonias de abejas melíferas, la reina se reproduce (junto con los zánganos machos) y las abejas obreras no. En muchos otros insectos, entre los que se incluyen otros tipos de abejas, no hay una división reproductiva del trabajo. Esta distinción nos ayuda a marcar una división entre aquellos casos en los que hay un grupo de insectos (o de células en nuestro caso) que viven e interactúan juntos, y aquellos otros donde la colonia (o el organismo en nuestro caso) es una unidad reproductiva de pleno derecho.

Puede añadirse una tercera característica. Si observamos una colonia de abejas y la comparamos con, por ejemplo, un banco de peces o una manada de búfalos, otra diferencia obvia la encontramos en el nivel general de integración y en la división del trabajo. A menudo se asocia la presencia de la división social del trabajo con la división reproductiva del trabajo, pero no están completamente correlacionadas y quizá cada una tenga importancia por sí misma.

Así que tres rasgos de genuina reproducción en colectivos son la presencia de un cuello de botella, una división germen/soma y la integración general de los sistemas que se reproducen. Las considero características que pueden estar presentes en distintos grados. Por ello, pueden ser representadas en un espacio, como en la figura 5.1. En ella se representan distintos casos de reproducción colectiva dependiendo de si tienen «valores» altos, medios o bajos (0, 1/2 o 1) en las tres características. Arriba a la derecha están los animales como nosotros, en los que la reproducción pasa por un cuello de botella de una sola célula, con distinción germen/soma y con una alta integración de la unidad reproductiva. Los robles se diferencian de nosotros por tener una especialización germen/soma mucho menor. Un álamo que forma *ramets* se distingue del roble por no reproducirse a través de un cuello de botella tan estrecho. *Volvox carteri* es un alga verde que forma colonias, en las que algunas células se dedican a nadar mientras que otras están especializadas en la reproducción (Kirk 1998). Cada colonia comienza a partir de una única célula y hay cierta integración general del sistema, pero menos de la que hay en un organismo como el nuestro. Por el contrario, en el moho del limo las colonias se forman por agregación de muchas células que renuncian a una vida independiente en el suelo para formar una unidad reproductiva, pero hay cierta especialización germen/soma. En la parte inferior izquierda hay un colectivo con valores bajos en las tres características[31]. Como he señalado, cada uno de los tres tipos de reproducción presenta diferentes problemas. Los cuellos de botella, las distinciones germen/soma y la integración general, resultan útiles al tratar con la reproducción colectiva, pero no parecen ayudar con otras categorías.

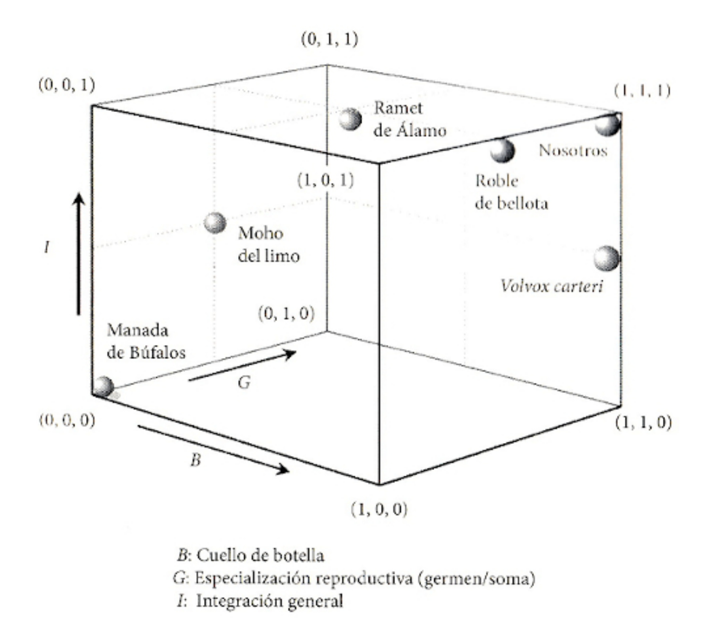


Figura 5.1. Variedades de reproducción colectiva.

En las páginas anteriores he esbozado mi propio marco para pensar acerca de la reproducción. Quizá haya uno mejor. Las ideas más fundamentales aquí son que el mundo biológico contiene muchos modos de reproducción y que la reproducción se disuelve en varios otros fenómenos. Hay una jerarquía parte-todo entre varias entidades reproductivas y algunas actividades reproductivas incluyen la reproducción realizada por sus partes. Observemos otra vez nuestro propio caso: una célula humana se reproduce dividiéndose, la división celular incluye la reproducción del material genético de la célula y la reproducción organizada de muchas células humanas es la reproducción de seres humanos completos. Puede haber evolución en todo objeto que se reproduzca. Así que las células, los genes, los organismos y varias cosas más son *individuos darwinianos* —cosas que participan en procesos de evolución por selección natural—.

Estas ideas clarifican aún más los debates acerca de las «unidades de selección» que examinamos en la sección 3.3. Para saber si algo es una unidad de selección —ya sea en general o en un caso particular— deberíamos preguntarnos si hay variaciones en

esas entidades, si se transmiten rasgos al reproducirse y si difieren en su éxito reproductivo. Se puede usar la misma prueba para todos los casos, incluyendo aquí genes, organismos, grupos, especies, artefactos e ideas. Con algunos de estos objetos es difícil determinar qué implica la evolución, pero eso es precisamente lo que se trata de buscar. Una vez que la situación se haya clarificado de este modo, es un asunto empírico determinar qué objetos pasan la prueba y cuáles son las unidades que se encuentran en procesos evolutivos significativos, en contraposición a las unidades menores o triviales. Estas cuestiones surgen especialmente con los colectivos donde pueden darse procesos evolutivos en muchos niveles a la vez. Consideremos una situación en la que organismos o células están agrupados en conjuntos bien separados y donde la reproducción se da en dos niveles. Puede ser una situación en la que la evolución en el interior de los grupos sea muy vigorosa y conduzca a todo tipo de rasgos nuevos y que esté acompañada por un proceso ocasional, menos importante, mediante el que grupos enteros pueden o bien morir, o bien dividirse en dos. Pero también puede ocurrir lo contrario; puede ser que los grupos sean bastante homogéneos internamente, de modo que haya poca evolución en su interior, mientras que se dé mucha evolución en la población de grupos, reproduciéndose unos grupos más que otros y transmitiendo sus rasgos a los grupos de descendientes.

En 1995, John Maynard Smith y Eörs Szathmáry publicaron *The Major Transitions in Evolution*, un libro que intentaba explicar un pequeño número de acontecimientos importantes en la historia de la vida, incluyendo el origen de la vida misma, la evolución de la célula, la evolución del sexo, la evolución de los organismos multicelulares y la evolución del lenguaje. Maynard Smith y Szathmáry consideraron que muchas de estas «transiciones» eran inventos de nuevos modos de transmitir la información a través de las generaciones, una idea que examinaré más de cerca en el último capítulo. Pero ya sea la información un asunto central o no lo sea, muchas de estas transiciones son acontecimientos en los que surgen nuevos tipos de individuos darwinianos a partir de los antiguos. Nuevos tipos de objetos se vuelven capaces de reproducirse, formar linajes progenitor-descendiente y someterse por sí mismos a un proceso evolutivo. Son «transiciones en la individualidad» (Michod

1999).

Un ejemplo de ello lo tenemos en la evolución de la célula eucariota, un proceso que se inició al ser tragada una célula por otra quizá hace
1500
millones de años. Entre los descendientes de la célula (o células) tragadas hay una mitocondria. Otro ejemplo es la evolución del organismo multicelular. Esto sucedió varias veces, probablemente porque en cada caso la célula se dividía de modo que las células «hijas» no se separaban de ella sino que se quedaban unidas. En muchos casos, la unidad resultante no evolucionó hacia una mayor complejidad y sus descendientes continuaron viviendo, en caso de que lo hicieran, como delgados filamentos de maleza(36) en el mar. Pero, en otros casos, los resultados llevaron a la evolución de animales como nosotros.

Todos éstos son casos en los que surgen nuevos individuos darwinianos, casos en los que la evolución de estos conduce a la supresión parcial de los anteriores. En la evolución de la célula eucariota y del organismo multicelular, entidades de nivel inferior fueron *desdarwinizadas* por la evolución de una nueva unidad. Quiero decir que perdieron —parcialmente— las características que daban lugar a procesos darwinistas significativos. Las células de nuestro cuerpo son un ejemplo de ello. En estas células hay variaciones, reproducción y herencia de rasgos de sus células progenitoras. Son aún individuos darwinianos, pero sus actividades evolutivas se han visto reducidas y esto ha ocurrido como resultado de la evolución de esas características que antes indiqué que eran señales de una genuina reproducción a nivel colectivo, en el nivel de los organismos multicelulares. De hecho, los colectivos multicelulares como nosotros nos hemos movido a través del espacio que hemos visto en la Figura 5.1, convirtiéndonos en casos más claros de entidades que se reproducen de pleno derecho y este movimiento tiene consecuencias sobre las capacidades evolutivas de sus partes. Las células en un cuerpo humano singular son genéticamente muy similares entre sí, ya que todas ellas derivan de un cigoto unicelular (el cuello de botella). Y cualquier ventaja que una célula pueda obtener sobre otra dentro del mismo organismo tiene pocos efectos a largo plazo, a no ser que estas células se

encuentren en la línea germinal. Lo que importa de verdad es la supervivencia y la reproducción de las grandes colonias de estas células, también conocidas como seres humanos. La evolución de los organismos multicelulares ha desdarwinizado parcialmente a las células que los originaron.

5.3. Seres vivos

La sección anterior trataba de la reproducción y, más concretamente, de su papel en la evolución. Pero el capítulo comenzó con los *organismos*. ¿Cómo encajan en esta historia?

La reproducción es parte de la concepción intuitiva de los organismos, del modo de verlos propio de la biología popular, pero ser un individuo darwiniano no es lo mismo que ser un organismo. Algunos individuos darwinianos no son organismos como ocurre, por ejemplo, con los genes o los cromosomas. Estos objetos se reproducen de un modo importante desde un punto de vista evolutivo, pero no se reproducen usando su propia maquinaria (son reproductores con andamios). Los virus constituyen un ejemplo más controvertido. Son más independientes que los genes o los cromosomas, pero no pueden hacer nada sin las capacidades metabólicas de las células.

De aquí surge una imagen: una vez que hay organismos, que controlan la energía y la maquinaria de la reproducción, otras cosas pueden ser reproducidas *por* organismos. De modo que la categoría de individuo darwiniano es más amplia que la categoría de organismo. Incluso en ocasiones los conjuntos de organismos llegan a trabajar tan estrechamente que pueden reproducirse como grupos o colonias. Ejemplos de ellos son los insectos eusociales. Algunos los consideran organismos de pleno derecho (Hölldobler y Wilson 2008), pero incluso si no son organismos pueden aún ser individuos darwinianos.

¿Y qué ocurre con la otra posibilidad? ¿Hay organismos que no son individuos darwinianos? En principio parecería que esto no puede suceder: la evolución es lo que hace que los organismos lleguen a existir (a no ser que haya un creador divino) y ya que todos los organismos participarán de algún proceso evolutivo, serán capaces de reproducirse. Pero esto es ir demasiado rápido —las

cosas pueden ajustarse de otros modos—.

Llegados a este punto es necesario considerar con más atención qué entendemos por «organismo». Según algunas interpretaciones ser un organismo necesariamente requiere ser capaz de reproducirse o, quizá, ser el tipo de cosa que se puede reproducir. Pero, incluso si éste es uno de los sentidos del término, hay espacio para otros modos de ver el asunto y para una categoría que no vincule tan estrechamente ser un organismo con la reproducción. Se trata de la concepción *metabólica* de los organismos: los organismos son sistemas que constan de varias partes que colaboran para mantener la estructura del sistema a pesar de la rotación de material, usando fuentes de energía y otros recursos del entorno.

La perspectiva presentada puede ser cuestionada de varias maneras. Algunas formulaciones son demasiado vagas para enfrentarse a los casos duros(37) y necesitan, al menos, precisarse (Pradeu 2010). Pero trabajaré dentro de este enfoque, aunque no determine todos los detalles. Bajo esta concepción, un organismo puede tener, en principio, cualquier historia que concibamos y reproducirse es sólo una de las opciones posibles. Un organismo puede persistir indefinidamente sin producir otros organismos. Los organismos son necesariamente seres que persisten, usando energía para resistir las fuerzas que los llevan a decaer y mantener su carácter singular frente a su entorno, pero sólo contingentemente son seres que se reproducen.

Dentro de este marco se puede entonces sostener que hay organismos, quizá muchos, que no son individuos darwinianos. Aquí el argumento encontraría apoyo en la *simbiosis* (Dupré y O'Malley 2009, Pradeu 2012).

La mayor parte de animales y plantas viven asociados estrechamente con simbiontes, especialmente con bacterias que viven sobre ellos o en su interior. Hay, por ejemplo, más células bacterianas en nuestro intestino que células animales en el cuerpo entero. Estas bacterias desempeñan una función importante en nuestro metabolismo y nuestro desarrollo. A veces los compañeros microbianos de este tipo son transmitidos «verticalmente» entre el huésped progenitor y el huésped descendiente, como parte de la reproducción. Un ejemplo de ello lo encontramos en las bacterias

que los pulgones (que aparecen por segunda vez en este capítulo) tienen en su interior y que hacen posible que el pulgón viva de la savia de las plantas. Sin embargo, otros simbiontes son adquirirlos «horizontalmente» de varias fuentes en el entorno. En algunos casos es posible argumentar de este modo: el organismo —la unidad metabólica— es un sistema que incluye el animal con el que estamos familiarizados (p. ej. un humano) *más* sus simbiontes microbianos. Se puede argumentar de este modo, destacando la integración metabólica de los asociados, cómo se ayudan a permanecer con vida, o también, al menos en ciertos casos, destacando cómo uno o ambos asociados *tolera* al otro con respecto a sus respuestas inmunes. Pradeu (2012) sostiene que las respuestas inmunes pueden ser usadas en general para determinar dónde comienza y dónde termina un organismo.

Así que un organismo puede quizá albergar una colección de células animales más una colección de microbios adquiridos de su entorno. En aquellos casos en los que los microbios en el interior de un animal son adquiridos del entorno más amplio y no de la madre del animal, el «consorcio» resultante no se reproduce como una unidad. El animal huésped y los microbios son ambos parte de sus propios linajes progenitor-descendencia, pero sus combinaciones no lo son. Así que estos «consorcios» son organismos, pero no son individuos darwinianos; son productos de la acción conjunta y la evolución conjunta de dos o más tipos de individuos darwinianos que se juntan de nuevo en cada generación. Este argumento puede usarse con muchísimos animales, incluidos nosotros mismos. (Algunos de nuestros microbios simbióticos vienen de nuestros progenitores, pero muchos otros no) [32]. Lo sorprendente aquí es la idea de que no es verdad que un organismo típico sea un todo metabólico que asimismo se reproduce como una unidad.

Consideremos con más atención la idea de que aquí el metabolismo, el uso de energía para mantener la organización, es un asunto central y que algunas combinaciones simbióticas unidas estrechamente son organismos, ya que el funcionamiento normal del metabolismo requiere de la participación de ambos asociados. Esta línea de razonamiento puede conducirnos a lugares extraños. No parece haber ningún problema cuando uno de los asociados vive dentro del otro, pero ¿qué sucede cuando los dos asociados

integrados metabólicamente viven a cierta distancia, usando cada uno los productos del otro? ¿Ese «consorcio» es un organismo? Y si es así, ¿qué pasa con nosotros y todos los organismos fotosintetizadores que producen el oxígeno que necesitamos para vivir? ¿Dónde se detiene el argumento?

Quizá no «se detenga» en ningún sitio y hemos cometido un error al pensar que la vida es una característica de los *seres* vivos, de objetos definidos y separados unos de otros en el espacio. Más bien, la actividad viva puede ser un asunto más disperso en el que una variedad de partes físicas interactúan unas con otras para mantener ciertos patrones metabólicos. La «hipótesis Gaia», la idea de que la Tierra entera sea un organismo vivo (Lovelock 2000), es una versión extrema de esta idea, pero no hace falta defenderla de un modo tan extremo. Para cualquier objeto biológico dado, cuanto más distante se encuentre un factor, menos importante se hace desde un punto de vista metabólico. Un caso de actividad viva puede estar casi completamente localizado en una minúscula película de agua, aunque el metabolismo en ese sistema sea el producto conjunto de muchos objetos. En un conjunto de elementos reproductores tan grande como la Tierra entera, no hay motivos para que tales elementos cooperen y sí muchas oportunidades para que cada elemento explote al resto. En una escala más pequeña, cuando los socios están más estrechamente vinculados, la cooperación entre ellos se hace visible e incluye una estrecha conexión metabólica.

Un modo alternativo de enfocar estos casos pasa por basarnos en el marco replicador/interactuador que hemos investigado en la sección 3.3. Este marco se desarrolló para pensar en términos generales acerca de los objetos que figuran en la evolución. Los replicadores son copiados fielmente y los interactuadores son (habitualmente) objetos más grandes, construidos por los replicadores que contribuyen a su replicación. En el capítulo 3 rechacé este enfoque porque considero un error decir que la replicación es necesaria para la evolución por selección natural. Sin embargo, la otra parte del marco, la idea de un *interactuador* como objeto evolucionado, puede ser útil para lidiar con la simbiosis y otros casos parecidos (Sterelny 2011). Hay objetos que aparecen recurrentemente en la evolución sin reproducirse como unidades.

Sus partes se reproducen y esas partes se juntan para producir más objetos como ellos. Es fácil explicar así las simbiosis menos definidas. Por ejemplo, hay gambas y peces pequeños que se asocian y viven, de un modo aparentemente armónico, en la misma guarida. (A menudo se los puede ver sacando la cabeza del agujero juntos). Algunas acacias construyen estructuras huecas que albergan hormigas que protegen el árbol y, en algunos casos, los árboles incluso alimentan a las hormigas. Una colonia de árbol-más-hormiga no se reproduce como unidad; estas combinaciones surgen cuando se juntan nuevas hormigas y nuevos árboles. Quizá los humanos seamos interactuadores en este mismo sentido.

Examinaré un último asunto antes de acabar este capítulo. Algo que se podría esperar que figurara al comienzo de un libro de filosofía de la biología, en una sección llamada «¿Qué es la vida?». Pero es ahora cuando podemos hacerlo, una vez que hemos puesto encima de la mesa ciertas ideas.

La biología moderna *en parte ha contestado y en parte ha reducido el alcance* de la pregunta por la naturaleza de la vida. Podemos afirmar esto con independencia de otras de las ideas más especulativas que hemos visto en esta sección; es un problema más general. La «deflación» de este asunto es evidente, especialmente si lo comparamos con cómo se abordaba en el siglo XIX. Ésa fue la época en la que se desarrolló el proyecto mecanicista en biología. Según fue madurando, los obstáculos a los que tenía que enfrentarse fueron clarificándose. La vida parecía tener unas características distintivas, posiblemente añadidas al universo físico-mecánico. ¿Qué concepción se tiene ahora de estos asuntos? Comprendemos bastante bien todas las actividades que tienen lugar en un organismo vivo (con las únicas excepciones de la experiencia y la conciencia). Sabemos cómo funciona el metabolismo, cómo los organismos usan materia y energía para mantener su organización. Sabemos cómo funcionan la reproducción y el desarrollo y cómo evolucionan los organismos. Una vez que se han considerado todos estos temas, se disuelve la apariencia de que hay detrás de todas ellos una única propiedad —la *vida*—. Nuestras teorías explican por qué el metabolismo, el desarrollo y la reproducción están casi siempre presentes en los mismos objetos: el metabolismo surge a través de la evolución, la reproducción sobre todo requiere de un

control metabólico de la energía, y un ser vivo normalmente tiene que desarrollarse antes de poder reproducirse. No obstante, también podemos ver por qué algunas de estas características pueden estar presentes sin las otras. Tiene sentido, por ejemplo, que los virus existan, es decir, que haya entidades que pueden reproducirse a pesar de un tener metabolismo. (Si aún no se hubiesen descubierto los virus, tendría sentido producirlos). Las teorías de la evolución, el desarrollo, la reproducción y el metabolismo abarcan todo lo necesario para una teoría de la vida, pero la vida misma se retira parcialmente del escenario.

LECTURAS ADICIONALES

Sobre la reproducción, Griesemer (2000, 2005), Blute (2007); sobre las transiciones evolutivas, Buss (1987), Calcott y Sterelny (2011); sobre organismos e individuos, Santelices (1999), Pepper y Herron (2008), Queller y Strassman (2009), Folse y Roughgarden (2010), Bouchard y Huneman (2013); sobre casos intrigantes, especialmente acerca de las plantas, Bouchard (2008), Clark (2011); sobre la vida, Bedau (2007), Dupré (2012).

6. GENES

El primer capítulo ofreció una panorámica general de una parte de la historia de la biología y este capítulo comienza echando un vistazo a un área específica, la genética. Esta historia se nutre directamente de un asunto central: la cuestión de qué *son* los genes. La siguiente sección de este capítulo examinará qué *hacen* los genes, y la última tratará de su papel en los procesos evolutivos.

6.1. El desarrollo de la genética

En las décadas de 1850 y 1860, el monje Gregor Mendel realizó una serie de experimentos cultivando plantas que le llevaron a postular la existencia de «factores» hereditarios que afectan a los rasgos de esos organismos. Uno de esos experimentos comenzó con dos líneas de plantas de guisantes, una que sólo producía flores moradas y otra que sólo producía flores blancas. Mendel las cruzó, mediante reproducción sexual, y el resultado fue que todas las plantas tenían flores moradas. Entonces permitió que se fertilizasen entre sí y en la siguiente generación encontró una proporción de tres a uno entre plantas con flores moradas y plantas con blancas. De modo que las blancas habían desaparecido, aunque después hubieran reaparecido(38). Esto indica que la presencia de flores blancas se debe a un factor hereditario que puede ser ocultado y revelado algo que se transmite intacto a través de la aparente pérdida.

Resultados como este sugieren una hipótesis: cada organismo contiene una pareja de *factores* que afectan a cada rasgo heredado, y recibe uno de estos factores de cada uno de sus progenitores. Cuando se forman las células sexuales en la siguiente generación, hay las mismas probabilidades de que la célula sexual contenga el factor de un progenitor o el del otro. (Véase la discusión sobre la «primera ley de Mendel» en § 2.1). Las propiedades observables de un organismo surgen a partir de la combinación de factores

hereditarios.

El trabajo de Mendel fue en gran medida ignorado hasta alrededor del año 1900, en el que estos experimentos fueron replicados y sus ideas desarrolladas a gran velocidad, sobre todo de la mano de William Bateson (1900). Los factores de Mendel pasaron a conocerse como «genes», término que debemos a Wilhelm Johannsen (1909). Johannsen también introdujo la distinción entre *genotipo* y *fenotipo*. El fenotipo de un organismo viene dado por todas sus características observables, producidas tanto por sus genes como por otras causas; el genotipo es la naturaleza genética subyacente del organismo. En este momento, el único acceso a los genes que tenían los biólogos era el que obtenían mediante experimentos de cría selectiva; los genes eran entidades hipotéticas que se usaban para explicar ciertas diferencias entre organismos. Allí donde se dan dos versiones de una característica —morada y blanca, alta y baja— que se heredan según un patrón mendeliano, se muestra que hay dos *alelos* (formas alternativas de un mismo gen) que afectan a ese carácter.

Thomas Morgan y su grupo, especialmente mediante su trabajo en las décadas de 1910 y 1920, al introducir la mosca de la fruta como organismo modelo, obtuvieron resultados que parecían dar materialidad a los genes. Los genes descansan en los cromosomas, algunos de ellos ocupan posiciones cercanas en el mismo cromosoma, otros están distantes y otros permanecen en cromosomas distintos. Esto explica por qué genes en distintos *loci* tienden a transmitirse juntos, mientras que otros se transmiten de modo independiente. Sin embargo, en su discurso de recepción del Premio Nobel, Morgan aún insistía en que los genes podrían ser ficciones, no entidades materiales; no fue tomado en serio. ¿Cómo podríamos «referirnos a la posición concreta en un cromosoma» de un gen y aún así considerarlo una mera ficción? Este temprano paso resulta muy ilustrativo para comprender el extraño camino por el que han pasado los genes en cuanto objetos.

El trabajo de H. J. Muller, que incluyó el descubrimiento de que los rayos X causaban mutaciones, hizo que la atención girase claramente hacia la naturaleza química del gen. Beadle y Tatum (1941) desarrollaron la hipótesis de «un

gen-una

enzima»: cada gen concreto produce una *enzima*, una proteína que controla una reacción en la célula. Los rasgos de un organismo pueden estar afectados por muchos genes, aunque eso se debe a que son afectados por muchas enzimas. Al acabar este periodo de la genética «clásica», se consideraba que los genes eran cosas físicas desconocidas que se organizaban linealmente en cromosomas y se transmitían del modo descrito por Mendel, siendo cada uno responsable de la producción de una enzima.

En la década de 1950 se produjo la transición hacia la genética «molecular». Una serie de descubrimientos acerca de la química de las células culminó en 1953 con el modelo de ADN de Watson y Crick. El «código genético» —el establecimiento de la correspondencia entre una secuencia de ADN y la estructura de una proteína— se descubrió a lo largo de la década de 1960. De ahí resultó la concepción de que el ADN actúa como una plantilla que especifica el orden lineal de los aminoácidos dentro de las moléculas de proteínas, y que actúa a través del ARN que hace de intermediario. La primera fase consiste en la *transcripción* del ADN a ARNm, siguiendo la *traducción* del ARN a proteína. Las proteínas conforman entonces completas figuras tridimensionales (de un modo más o menos espontáneo, aunque a veces este proceso resulte afectado por las moléculas que se encuentran a su alrededor) y esto produce las moléculas que realizan la mayor parte de las funciones en el interior de las células. En la década de 1960 se comenzó asimismo a estudiar la regulación de la acción de los genes. La expresión de los genes es controlada por moléculas que se unen al cromosoma para promover o inhibir la transcripción del ADN (Jacob y Monod 1961).

Si esto es lo que hace el ADN, ¿qué es un gen? Aquí se usaron ideas que habían aparecido en un trabajo anterior, especialmente la concepción de «un gen-una enzima». Seymour Benzer (1957) introdujo el término «cistrón» para referirse a una unidad funcional de ADN y se llegó a identificar el cistrón con un tramo de ADN que especifica la estructura de una proteína. Un cistrón viene acompañado por regiones regulatorias —tramos de ADN cercanos al cistrón que afectan a la transcripción del cistrón a ARNm—.

Esto supone *más o menos* una reivindicación de la genética clásica: los genes fueron introducidos como objetos que desempeñan un papel causal y la investigación posterior descubrió qué es lo que realmente desempeña ese papel. Podría decirse que los genes acabaron siendo tramos de ADN que codifican proteínas. Esto a veces se denomina «gen neoclásico» (Portin 2002). Sin embargo, hubo desajustes iniciales entre la imagen clásica y la molecular y estos desajustes fueron acumulándose gradualmente —una serie continua de descubrimientos que en parte entraban en desacuerdo con la imagen clásica—.

¿Por qué fue necesario introducir un término como el de «cistrón»? Porque había que superar ambigüedades, especialmente las debidas a la *recombinación* de los genes. La recombinación se produce al barajarse cromosomas enteros para formar nuevas combinaciones mediante el sexo y el *entrecruzamiento* [*cross-over*] —la mezcla de material proveniente de dos cromosomas durante la meiosis, la forma de división celular que llevan a cabo las células sexuales—. Al entrecruzarse dos cromosomas se rompen e intercambian material. Este proceso no atiende a los límites entre cistrones. La única unidad que no puede escindirse es el nucleótido individual (con sus cuatro formas C, A,
T y G).
La unidad que *se transmite intacta* no es la misma *unidad que hace una proteína*. Investigaciones posteriores descubrieron que las partes del genoma que hacen una proteína concreta a menudo no son piezas situadas de forma contigua. En células eucariotas como las nuestras los tramos codificantes del ADN están separados por tramos no codificantes, los *intrones*. Éstos son transcritos a ARN, pero se eliminan antes de que se produzcan las proteínas. Investigaciones posteriores descubrieron que las transcripciones de ARN «en bruto» a menudo son procesadas de modo que acaba por haber(39) muchas transcripciones acabadas diferentes para la síntesis de proteínas. A veces dos transcripciones de ARN derivadas de distintos cromosomas se unen para dar lugar a un ARNm acabado (un *trans*-empalme de ARN). La codificación de ADN para una proteína también puede superponerse o estar incrustada dentro de la codificación de ADN para otra proteína distinta.

De este modo, la regulación de los genes fue adquiriendo cada

vez más importancia para explicar fenómenos genéticos. Un gen típico tiene cerca en el cromosoma a un *promotor* al que se unen las moléculas que facilitan o inhiben la transcripción y el gen puede también verse afectado por otras regiones regulatorias más alejadas. Algunas definiciones de «gen» incluyen estas regiones regulatorias como genes en sí mismos, otras las incluyen como parte de los genes a los que afectan y otras no las tratan en absoluto como genes (Waters 1994). Pero sin tener en cuenta cómo se consideren estas definiciones, ha resultado que muchas diferencias notables entre organismos, incluidos casos famosos para la genética clásica, no tenían que ver con las proteínas que se codificaban —con diferentes secuencias en un cistrón— sino con diferencias en las regiones regulatorias. Considero algo irónico que la mutación de «ojos blancos» en las moscas de la fruta que puso en movimiento el programa de investigación de T. H. Morgan, un gen clásico intensamente estudiado, resultó ser una mutación de un promotor. Un retrotransposón (§ 6.3) fue insertado en el promotor y lo desactivó, por lo que el cistrón no se transcribió.

¿En qué medida esto supone una disrupción frente a las concepciones anteriores? Antes señalé una serie de descubrimientos que *en parte* se contraponen a la concepción clásica. Se puede enfatizar tanto el acuerdo como el desacuerdo entre ambas y cualquiera de las dos puede parecer más importante que la otra en función de qué se esté tratando. Un modo de analizarlo consiste en distinguir sentidos del término «gen», cada uno útil en un contexto diferente. Aquí podemos ver una dualidad que lleva dándose desde hace mucho y que vimos antes en el mismo Morgan: la que se da entre usar la palabra «gen» meramente para organizar el discurso acerca de las diferencias observables entre organismos que aparecen al experimentar con la cría selectiva de ciertos modos, y usarla como un intento de referirnos a un objeto de algún tipo que es real y permanece oculto. En una linea parecida Lenny Moss (2002) distingue lo que él denomina
gen-P
y
gen-D
. Un
gen-P

(P de predictivo y de preformación) es cualquier cosa en un genoma que juegue un papel predictivo en relación con un cierto fenotipo. De modo que un *gen para el cáncer de mama* es cualquier cosa en el genoma que tienda a predecir el cáncer de mama en circunstancias que, por otro lado, serían normales. Un
gen-D
(D de desarrollo) es una región del ADN que actúa como plantilla en la síntesis de un producto génico (una proteína o ARN). Otros reconocen tres o cuatro conceptos distintos (Griffiths y Stotz 2013). En un estudio previo Sterelny y Griffiths (1998) ofrecieron una concepción más reducida —casi un no análisis— que señalaba que el término «gen» se había convertirlo en una «etiqueta flotante» para *todo* pedacito de ADN que nos interese. Quizá resulte extremado hablar de *todo pedacito*, pero hay algo de verdad aquí (y más adelante en este libro usaré el término «gen» con cierta imprecisión).

Pero dejando a un lado cuestiones terminológicas, lo que aquí importa es que durante un tiempo se pensó que una cosa única y de un tipo definido desempeñaba un cierto papel y esa unidad en parte se ha disuelto. En cierta medida se ha explicado la naturaleza del gen clásico, en cierta medida esta naturaleza se ha visto aumentada y, en cierta medida, se ha visto sustituida. Supongamos que empezásemos desde cero con la información más detallada que tenemos ahora y no pasando por Mendel y Morgan. ¿Hablaríamos de genes como unidades? Lo que contienen las células es *material genético* y distintos tramos y pedazos de este material desempeñan papeles distintos. Dependiendo del sistema de herencia pueden heredarse distintos pedazos de material genético de un modo fiable y dependiendo del contexto distintos pedazos pueden desempeñar un papel causal en las células y los organismos. Postular en el siglo XX «factores» mendelianos y genes con forma de partículas resultó enormemente productivo. Ver el gen como un átomo de herencia condujo a progresos decisivos. Pero cien años más tarde el progreso proviene de una visión diferente.

6.2. La acción de los genes

Esta sección trata de lo que *hacen* los genes —de su papel

causal—. Los debates a este respecto son especialmente intensos, pues sobre ellos planea la sombra del «determinismo genético» de las características humanas y otras versiones de la idea de que los genes son la causa primordial del modo de ser de cualquier organismo. En el extremo contrario se sitúan las concepciones *tabula rasa*, que otorgan al entorno una primacía y minimizan el papel desempeñado por la genética. En los debates más recientes, el problema ha consistido en evitar estos extremos, aunque intentando afirmar algo más que un interaccionismo blando —una concepción que defiende meramente que cada rasgo de cada organismo depende tanto de sus genes como de su entorno y que no hay modo de distinguir la importancia relativa de cada uno de ellos—.

Llegados a este punto debemos echar vistazo a la idea de causalidad. El concepto de causa es un tanto confuso, pues se ve arrastrado hacia distintas direcciones[33]. Pero algo podemos avanzar señalando que parece haber una dualidad en el pensamiento causal. Hay dos conjuntos de criterios que pueden guiar a quien defiende que hay una relación causal y dos relaciones relevantes que una cosa puede tener con otra. En primer lugar, a menudo pensamos las causas como *algo que marca la diferencia*. Esto se ve cuando razonamos de este modo: *C* causó *E* porque si no fuera por *E* no habría sucedido. En segundo lugar, hay un modo de pensar acerca de la causalidad en el que una causa es algo que *produce* su efecto por alguna conexión local entre los dos. Para separar estos criterios los filósofos aducen casos especiales como la causalidad *redundante* o la causalidad *por omisión*. Causalidad redundante: *C1* produjo *E*, pero *C2* estaba listo como respaldo por si *C1* fallaba. (Pensemos en un equipo de asesinos). Por ello, a pesar de que *C1* produjo el efecto no fue algo que marcara la diferencia. Causalidad por omisión: algo puede afectar a un resultado al no interactuar físicamente con la cadena de eventos que conducen a él. A menudo puedes ser lo que marca la diferencia (por ejemplo en una reunión) quedándote callado y no haciendo nada.

Algunas investigaciones recientes acerca de la causalidad se han centrado especialmente en ese *marcar la diferencia* y han desarrollado un sofisticado marco basado en la idea de *intervención*. Si el estado de *X* es causa del estado de *Y*, entonces se

puede cambiar el estado de *Y* manipulando *X*, haciendo que esta manipulación mantenga fijos otros factores previos de *Y*, aunque exceptuando aquellos que están en el camino entre *X* e *Y* (Pearl 2000, Woodward 2003). No se trata de un análisis desde cero de los hechos causales, ya que da por sentada la idea de manipulación y la idea de un «camino» a la que me refería antes. Además estas manipulaciones a menudo no son posibles en la práctica por lo que resultan meramente hipotéticas. Por ello todo este marco contiene elementos controvertidos. Su valor reside en la medida en que pueda aclarar la descripción causal en sistemas complejos y dilucidar cómo pueden inferirse hechos causales a partir de datos empíricos.

Este marco puede vincularse a otras ideas más antiguas en biología, de modo que los dos juntos proporcionan un modo de pensar la relación entre genes y fenotipos. La *norma de reacción* para un genotipo es una función (en sentido matemático) de los entornos al fenotipo**(40)** que es característica de ese genotipo (Schmalhausen 1949, Schlichting y Pigliucci 1998). (En realidad no es tanto «un entorno» como una secuencia de entornos de desarrollo lo que generalmente importa, pero aquí ignoraré esta diferencia). Un genotipo muestra *plasticidad fenotípica* cuando el fenotipo resultante es muy sensible**(41)** al entorno.

También habrá una función para un entorno dado *de* los diferentes genotipos *a* los fenotipos. Para cualquier rasgo fenotípico podemos preguntarnos a qué tipo de variaciones es sensible y a cuáles se muestra insensible. Conrad Waddington (1942) acuñó el término «canalizado» para referirse a un fenotipo que aparece de modo consistente en individuos de una especie dada a través de variaciones significativas en el entorno y en el genotipo. Actualmente se usa el término sólo para referirse a la estabilidad frente a la variación ambiental, pero pueden hacerse las mismas preguntas acerca de la sensibilidad del resultado tanto refiriéndonos a los genes como tomando como referencia el entorno.

Este marco puede conectarse con el modo intervencionista de considerar la causalidad. Casi cualquier rasgo es producto tanto de causas genéticas como de causas ambientales. Pero el *tipo* de influencia variará. Hay rasgos que «no dan cuenta» de muchas de

las variaciones que se producen en el entorno; manipular el entorno no es un modo muy efectivo de cambiarlos. O puede ser que una única variación en un rasgo que puede producirse al modificar el entorno, diera como resultado un organismo muerto, no un organismo vivo con características distintas. Entre aquellos que marcan la diferencia en su efecto sobre los organismos, algunos tienen una alta *especificidad*, mientras que otros tienen menos. *X es algo que marca la diferencia de un modo específico sobre* Y si al producirse mucha variación en los valores de *X* se produce también mucha variación en los valores de *Y* [34]. Tanto las palabras de una página del periódico como la presencia de oxígeno en el aire marcan la diferencia en relación a lo que uno llega a creer al leer el periódico, pero las palabras en la página marcan la diferencia de un modo más específico que la presencia de oxígeno en el aire. (Bueno, quizá esto debería comprobarse, pero el principio del que aquí se trata queda claro).

Gracias a este marco podemos afirmar hechos obvios y plantear otras cuestiones con claridad. Para determinar qué lengua en concreto hablamos es más importante el entorno que la genética a pesar de que muchísimos genes sean necesarios para poder hablar una lengua. Muchos debates acerca de la causalidad de distintas características humanas como la inteligencia o la personalidad son debates acerca de qué factores marcan la diferencia de un modo específico y cuáles son causas genuinas, aunque no marquen la diferencia de un modo específico. La especificidad de algo que marca la diferencia se da en muchos grados y variedades. Este marco evita lo que he llamado «interaccionismo blando»: tanto los genes como el entorno afectan a cada rasgo, pero hay modos coherentes de distinguir el papel de cada uno basándonos en el marcar la diferencia y en la especificidad.

Cuando el objetivo es la explicación causal al nivel del fenotipo de organismos enteros, centrarse en lo que marca la diferencia proporciona el mejor marco actualmente disponible. Vayamos ahora al nivel de la célula.

El ADN tiene distintas funciones superpuestas dentro de una célula [35]. Es una plantilla que se usa al manufacturar moléculas de proteína a través de sus intermediarios de ARN, y es parte de un sistema de control que regula qué proteínas se hacen en qué células

en qué momentos. Este segundo rol lo tiene tanto por hacer productos genéticos que actúan en procesos de control, como por contener lugares a los que se pueden unir las moléculas que afectan a la expresión del ADN de la célula. (El ADN también se usa como una plantilla para las moléculas de ARN que no se encuentran directamente en el camino para la producción de proteínas, como sucede con el ARNr, y se replica en el proceso de división celular). En la genética clásica un gen es una causa; está al comienzo de una cadena mediante la que explicamos algo acerca de un organismo. Una vez que consideramos los genes como incrustados en cadenas causales y sometidos al control de señales y otros factores, la «acción génica» se vuelve tanto un efecto como una causa.

Los genes son lo que marca la diferencia en muchos eventos que se dan en el interior de la célula. Pero se pueden decir más cosas a nivel celular: los genes marcan la diferencia *porque* son plantillas para la fabricación de otras moléculas y sitios donde pueden enlazarse proteínas reguladoras. Por el contrario, las enzimas marcan la diferencia porque catalizan reacciones químicas, algo que no hace el ADN. Antes señalé que el pensamiento causal está guiado tanto por la idea de marcar la diferencia como por la de la producción de efectos por parte de causas. Las consideraciones que acabamos de hacer parecen conducir a una visión general: quizá la descripción causal de un sistema en el nivel más bajo, haciendo referencia a las partes y los todos, trata de la producción de un acontecimiento por parte de otro, pero cuando nos alejamos hasta el nivel en el que los detalles mecánicos han desaparecido, lo que vemos es el marcar la diferencia. Pero esto no es del todo correcto, porque dentro de los mecanismos de la célula, descritos desde muy cerca, mucho de lo que ocurre se debe a cosas que no actúan cuando podrían actuar, a una cosa que impide otra y otros casos parecidos. Éstas son algunas de las notas características del marcar la diferencia como un tipo específico de relación causal. Por ello, la situación es más bien ésta: en un sistema organizado con factores que interactúan, como es una célula, una multitud de hechos acerca de la producción local de un acontecimiento por parte de otro da lugar a un ulterior conjunto de hechos acerca del marcar la diferencia en ese sistema. El modo concreto en que esto ocurre depende tanto de la organización espacial del sistema en el

momento relevante como de las actividades de esas partes. La organización de las partes permite a algunos factores marcar la diferencia no actuando y también permite que un acontecimiento produzca otro *sin* marcar la diferencia, ya que otras causas de respaldo están disponibles. Aquí puede afirmarse, de un modo más general, que la producción y la organización espacial constituyen la base del marcar la diferencia.

Lo que se ha dicho hasta ahora —acerca de las redes, el marcar la diferencia, etc.— puede ser suficientemente cierto para muchos biólogos, pero deja fuera algunos hechos importantes. En primer lugar, a pesar de ser verdad que un gen no puede ser transcrito sin enzimas polimerasas, que el ARN que produzca será editado por otras enzimas y demás, *esas* moléculas también son productos génicos; previamente han tenido que ser hechas por el genoma. Y aunque el ambiente externo tiene una influencia, los receptores que median en esa influencia son productos de los genes. Un gen aislado no puede hacer mucho por sí solo, pero —muchos sostendrán— si nos alejamos un paso más, lo que hemos denominado «otros factores» son productos del genoma en su conjunto.

¿Es realmente cierto que el genoma en el instante t_1 produce los factores que afectan a los genes en el instante t_2? No, es la célula entera en t_1 la que los produce, incluyendo distintas moléculas, estructuras celulares y señales que vienen de fuera. La célula y su entorno en t_1 da lugar a la célula en t_2, incluida la acción de los genes en t_2. Toda la maquinaria de la célula en un instante (en conjunción con factores externos) da lugar a toda la maquinaria de la célula en un instante posterior. No basta para cambiar las cosas con mirar un poco más atrás. Pero también puede sostenerse un argumento relacionado con éste: a pesar de que las actividades de las células y el fenotipo puedan verse afectados por muchas cosas, quizá los genes desempeñen un papel especial porque *programan* el desarrollo del organismo, porque *establecen el código* por el que se producirán sus efectos, mientras que otros factores no lo hacen.

Esto nos conduce a la selva de las cuestiones relacionadas con la información, los códigos y la programación en biología. En la medida en que estas cuestiones están relacionadas con la genética las exploraré aquí, pero volveré a ellas en el último capítulo en el que se tratarán a la vez muchas de las partes de la biología que se

las ven con el concepto de información.

El sentido original y limitado de «código genético» consistía en el establecimiento de una correspondencia entre tripletes de nucleótidos y aminoácidos, de modo que el ADN especifica la estructura de las moléculas de proteína (Crick 1958, 1970). Esto es, de hecho, una relación parecida a la que hay en un código de programación, con características en común con los lenguajes. Un pequeño alfabeto de elementos es usado para formar numerosas combinaciones, dándose en los ribosomas una especie de «lectura» de la secuencia de ácidos nucleicos según una regla fija, de modo que se usa el ARNm para construir una proteína[36]. La existencia de esta relación no respalda la idea de que los genes establecen el código para el fenotipo del organismo entero(42) —el número de dedos, la inteligencia, la capacidad de aprender una lengua— o cualquier otra cosa más allá de la molécula de proteína. Puede resultar cómodo hablar de «establecer el código para» algo como una abreviatura, como una variante de otra abreviatura, la de «gen de», que se usa para vincular los genes a los caracteres fenotípicos que se asocian con ellos con bastante seguridad(43). Pero esto puede resultar equívoco, ya que podría hacer pensar que hay una forma especial de *dar instrucciones* sobre el futuro fenotipo, capaz de atravesar las contingencias de la red que conecta las dos.

Una diferencia significativa entre causas genéticas y causas no genéticas consiste en que un gen puede tener un efecto en el fenotipo que explica por qué el gen está ahí —por qué ha sido seleccionado—. Un gen puede tener la función biológica de producir algo, como cualquier otra parte del organismo (§ 4.3). Las causas no genéticas de un fenotipo no tienen normalmente esta característica, aunque pueden tenerla en casos especiales[37]. Si un gen tiene una función en este sentido, esto es un hecho acerca del pasado, acerca de su historia evolutiva; no es algo que permita al gen tener más influencia que otros factores que afectan a cómo es finalmente el organismo o tenerla de una manera distinta.

Otro vínculo entre la genética y la tecnología de la información implica la idea de un *programa* genético. La idea de un «programa» en el genoma ha sido usada de un modo más vago, menos anclado teóricamente, que la idea de código genético. A veces, hablar de un «programa» es sólo un gesto para defender que el desarrollo

biológico obedece a un orden y es un producto del diseño evolutivo. En ese caso, la idea de programa no explica nada acerca de *cómo* funciona el desarrollo. No es fácil hacer de las ideas de programa genético o computación genética algo más sustancial —de modo que algunas hipótesis queden descartadas, a la vez que otras queden incluidas—. A veces se dice que la computación es un proceso físico que media entre una entrada (*input*) y una salida (*output*) reflejando relaciones lógicas o matemáticas. Este modo de ver las cosas tiene por consecuencia que cualquier proceso físico contará como algo que computa *algo*, una consecuencia que puede, o no, ser problemática. Pero hay una categoría más estrecha de procesos físicos, aquellos que se dan como se dan *porque* reflejan relaciones lógicas o matemáticas; algún proceso de selección o diseño los ha configurado de ese modo. Los ordenadores que construimos están en esta categoría y también lo están algunas partes de los sistemas genéticos evolucionados. Así como la importancia de la idea de «código» estaba en la explicación de la síntesis de proteínas, la importancia de la idea de «programa» reside en la regulación de los genes. Hay correspondencias bastante detalladas entre las operaciones lógicas y los procesos que gobiernan la regulación de los genes (Istrail *et al.* 2007). La regulación de los genes implica cascadas de acontecimientos por los que los productos de un gen activan o desactivan la transcripción de otro que, a su vez, opera con un tercero para regular el comportamiento de un cuarto y así sucesivamente. Estas cascadas disponen de operaciones *y*, operaciones *o* y operaciones *no*; el gen *A* puede ser activado si uno de dos genes, el *B* o el *C*, están activos, o sólo si lo está *B*, pero no *C*, y así sucesivamente. Silenciar el silenciador de un gen es como una doble negación. Investigaciones recientes en genética han descubierto un grado de complejidad en estas operaciones conmutadoras muy superior a lo que se pensaba hace más o menos una década; mucho de lo que se veía como ADN «basura» en las células humanas, por ejemplo, ahora parece desempeñar un papel de este tipo (Djebali *et al.* 2012). En la medida en que la regulación de los genes implica una cascada de interacciones que pueden ser descritas en estos términos, afirmar que esto es la ejecución de un programa por parte de una célula es algo más que una vaga

metáfora.

Antes, en esta misma sección, distinguí distintos papeles que el ADN puede desempeñar en una célula. Es una plantilla que se usa en la producción de moléculas de proteína y es parte de un sistema de control que regula cuándo y dónde se hacen las proteínas. Estos papeles pueden vincularse con los dos usos, bien justificados en genética, de conceptos relacionados con la información que hemos aislado más arriba: los códigos de ADN para las proteínas y los procesos similares a la computación dentro de la célula que controlan la regulación de los genes(44).

Este par de funciones fue vislumbrado bastante pronto. El biólogo celular David Nanney, en una cita clarividente de 1958, después del modelo de ADN de Watson y Crick, pero antes de que ninguna parte del código genético hubiese sido elaborada, señaló que dos tipos de cosas son logrados en la célula:

> Por un lado, el mantenimiento de una «biblioteca de especificaciones», tanto las expresarlas como las no expresadas, se consigue por medio de un mecanismo que replica un modelo. Por otro lado, hay mecanismos auxiliares con distintos principios operativos involucrados al determinarse qué especificaciones deben expresarse en cada célula en particular. Nos referiremos a éstos como «sistemas genéticos» y «sistemas epigenéticos». (Nanney 1958, p. 712)

Esta separación de tareas puede expresarse mediante el uso restringido del lenguaje de las tecnologías de la información que defendíamos antes. El ADN funciona en primer lugar como una memoria a nivel celular, una «biblioteca de especificaciones», y su segundo papel consiste en ser parte de un sistema de control que, a menudo, tiene una naturaleza parcialmente computacional y que gobierna el uso de esta biblioteca. El sistema de control mismo es la célula entera, incluido tanto el ADN como otras estructuras que la célula está constantemente reconstruyendo y, a veces, replicando. El ADN es tanto un recurso para el sistema de control, su memoria, como una parte del controlador mismo. Es una biblioteca sobre la que han ido creciendo otras funciones.

6.3. Los genes y la evolución

Los genes son considerados un asunto central en muchas representaciones teóricas de la evolución, especialmente en los modelos formales. A menudo se ha *definido* la evolución como un «cambio en la frecuencia génica». En el capítulo 3 expuse cómo algunas concepciones consideran toda evolución como una competencia entre genes rivales (Williams 1966, Dawkins 1976), y en el capítulo 5 brevemente consideré los genes como un tipo de individuo darwiniano. En esta sección voy a volver a examinar los genes y la evolución a partir de las ideas que acabo de esbozar en este capítulo.

El ADN se copia cuando las células se dividen y en esto consiste la reproducción en el sentido relevante para el proceso evolutivo. Según va evolucionando una población de organismos, también lo hace su ADN. En los casos más simples las evoluciones de genomas y organismos están estrechamente acopladas. Considérese una población de células que se reproducen asexualmente, por división celular, sin intercambio de material genético. Surge una mutación que da ventaja a una célula —la mutación modifica una proteína haciendo que la célula sea capaz de hacer que un químico, que antes resultaba destructivo, ahora no sea tóxico—. Así que la célula vive y se reproduce mientras que otras mueren y sus descendientes se apoderan de la población. Los organismos que tienen la mutación tienen una mayor aptitud que sus rivales y, del mismo modo, también el gen tiene esa mayor aptitud en cierto sentido. Dado el trasfondo sobre el que opera, hace algo que le permite proliferar y extenderse. Pero lo que se extiende no es sólo un pedazo de ADN sino el genoma completo. El pedazo de ADN que tiene los efectos positivos no se transmite como una unidad evolutiva de pleno derecho.

Ahora introduzcamos el intercambio de material genético (por conjugación bacteriana, sexo eucariota o algo distinto). Una vez que hay mezcla de material genético, el papel evolutivo de los genes cambia. Una nueva mutación positiva puede fácilmente encontrarse en muchos entornos genéticos distintos; tiene un camino evolutivo propio.

Hay quien dice que un gen se transmite como una unidad discreta; por ejemplo, Richard Dawkins en *El río del Edén* (1995, p. 5): «Los genes mismos no se mezclan; sólo sus efectos lo hacen.

Los genes tienen individualmente una integridad marmórea». Pero esto no es realmente lo que ocurre; es una idealización. Supongamos que tratamos con una población sexual como la nuestra. A medida que el material genético va copiándose en la producción de las células sexuales, los cromosomas se rompen y partes de uno se combinan con partes de otro. Este proceso, como antes se ha señalado, no presta atención a las fronteras entre cistrones o cualesquiera otras unidades a una escala similar a la del gen. La única unidad que no puede romperse es el nucleótido individual. Pero tramos de ADN pequeños y medianos pueden persistir en este proceso durante largos periodos bajo la forma de copias, y un tramo pequeño que hace algo útil para los organismos que lo albergan puede extenderse a través de la población, volviéndose más común que secuencias alternativas en ese lugar del genoma. De ese modo, un *alelo* puede *aumentar su frecuencia*. Éste es el asunto típico en el que se centran los modelos estándar de la evolución, que lo describen en forma matemática. Estos modelos hacen posible ver gran parte de la evolución como una competición entre alelos intentando obtener una mayor representación en el acervo genético.

Supongamos que se da una explicación sobre el incremento de la frecuencia de un alelo, de un pedazo de ADN, en términos de la aptitud propia de ese alelo. Se ha sostenido que descripciones de este tipo pueden dar cumplida cuenta de lo que ocurre, pero no lo pueden *explicar* excepto en algunos casos especiales. Un gen normalmente no desempeña un papel causal tan consistente como para que su dinámica en la población pueda explicarse en términos de la propia aptitud del gen[38]. Un gen sólo cumple con un papel que puede conducir al éxito evolutivo o al fracaso en el contexto de otros genes. Pero si trabajamos dentro del modelo que comprende los genes como si fueran partículas, es posible asignar aptitudes a los genes de modo que se adapten a estos hechos. Cada alelo puede tener un rango de *aptitudes sensibles*(45) *al contexto*. Tal como sostenía John Maynard Smith (1987), este modo de pensar acerca de la sensibilidad al contexto de la aptitud no es distinta de los modos en los que habitualmente pensamos acerca de la aptitud de estrategias en situaciones de la teoría de juegos, como en el juego de las palomas y los halcones (§ 2.3). La aptitud de la estrategia del

halcón es alta en un contexto de palomas, mientras que es baja si sus compañeros son todos halcones. Si conocemos las frecuencias de los contextos o entornos en los que se dan las estrategias, podemos dilucidar las aptitudes medias y, por tanto, cuál aumentará en la población. Si aceptamos aquí las explicaciones en términos de aptitudes sensibles al contexto, ¿por qué no a nivel de los alelos?

CUADRO 6.1.
UN MODELO GENÉTICO DE LA EVOLUCIÓN

Los modelos genéticos de la evolución consideran los genes como partículas que el sexo va reuniendo en distintas combinaciones. Supongamos que tenemos dos alelos, A y a, que se dan en una posición genética concreta y cuyas frecuencias son p y q respectivamente, de modo que

$p + q = 1$.

Supongamos que la población es diploide, se aparea aleatoriamente y las generaciones no se superponen. Todos los individuos se reproducen a la vez y en las mismas cantidades, si viven lo suficiente para alcanzar esa fase, y mueren después de la reproducción. Dado este apareamiento aleatorio, las frecuencias de los genotipos diploides AA, Aa y aa al comienzo de una nueva generación serán p^2. $2pq$ y q^2 respectivamente. Pero supongamos que los genotipos se diferencian en su habilidad para sobrevivir el tiempo suficiente para reproducirse y que estas diferencias en aptitud pueden representarse con los números fijos W_{AA}, W_{Aa} y W_{aa}. La frecuencia del tipo AA después de haberse dado la selección, en el momento del apareamiento, es p^2W_{AA}/W, la del tipo Aa es

$2pqW_{AA}/W$

y la del tipo aa es

q^2W_{aa}/W,

donde W es la aptitud media en la población definida como

$W = p^2W_{AA} + 2pqW_{Aa} + q^2W_{aa}$.

La frecuencia del alelo A en la siguiente generación, p', será $p(pW_{AA} + qW_{Aa})/W$ (compárese con el cuadro 3.1).

Aquí los alelos son las cosas que se transmiten, pero los

genotipos diploides son las cosas que tienen valores de aptitud definidos, ya que es el organismo entero el que vive o muere. La aptitud media de un alelo puede averiguarse considerando las frecuencias de los contextos en los que el alelo puede encontrarse:

$$W_{\mathrm{A}} = pW_{\mathrm{Aa}} + qW_{\mathrm{aa}};$$

$$W_{\mathrm{a}} = pW_{\mathrm{Aa}} + qW_{\mathrm{aa}}.$$

Estas pueden usarse para predecir qué alelo aumentará su frecuencia en un instante determinado, pero normalmente están cambiando y son constructos matemáticos derivados de las aptitudes de los genotipos. Se ha defendido que un caso particularmente importante es el de la *superioridad heterocigótica*, cuando W_{Aa} es superior a las otras dos. En ese caso ser un alelo A es bueno en caso de que tu compañero sea un alelo a, pero no es tan bueno si tu compañero es otro A; ningún alelo tiene una ventaja sobre los demás que sea independiente del contexto. Supongamos que Aa es la más apta y que los otros genotipos tienen aptitudes iguales. En ese caso la población alcanzará un equilibrio estable cuando

$$p = 0{,}5.$$

Cada alelo resulta favorecido cuando es poco frecuente. Cuando

$$p = 0{,}5,$$

las aptitudes medias de todos los alelos son iguales.

Sin embargo, es posible reescribir modelos genéticos como estos de modo que no se asignen en absoluto aptitudes a las combinaciones diploides (W_{AA}, W_{Aa}, etc.) sino que se asignen aptitudes a los alelos de un modo sensible a la manera en que los alelos se dan en diferentes «ambientes» (Kerr y Godfrey-Smith 2002). En este caso, una parte relevante del ambiente del alelo la constituye el alelo que ocupa la misma posición en el otro cromosoma homólogo. Puede ser útil cambiar el modo de mirar, al modo de la escuela de la *Gestalt*, alternando dos modos de contemplar un modelo así, tratando a veces a los compañeros del alelo en el genoma como su contexto o entorno y, otras veces, tratando todos los genes partes de un colectivo o una unidad biológica más grande.

Una vez que estamos trabajando en un modelo en el que hay genes considerados como partículas, está bien explicar el éxito en términos de las aptitudes sensibles al contexto de las partículas mismas. Pero esos genes-partícula no se corresponden mucho con lo que contienen los sistemas genéticos. Se ha producido un cierto cambio histórico a este respecto. Cuando los modelos genéticos clásicos sobre la evolución se desarrollaron, especialmente en torno a 1930 y en las siguientes décadas, se pensaba que los genes-partícula en esos modelos se correspondían bastante bien con los hechos de bajo nivel acerca de los sistemas genéticos. Uno de los arquitectos de estos modelos, R. A. Fisher, sostuvo en 1930 que la herencia *tenía* que operar de un modo «particular(46)», con genes discretos y estables, para que una evolución darwinista sostenida fuera posible. Fischer escribía antes del descubrimiento de la estructura y el papel del ADN. Tenía en mente el contraste con otras concepciones según las cuales la herencia implicaba una mezcla literal de material proveniente de ambos progenitores, como cuando uno mezcla colores al pintar. Esto habría llevado a que la variación, el combustible de la evolución, se perdiera rápidamente.

De hecho, la herencia genética resultó ser «particular», pero las partículas son los nucleótidos individuales. Puede verse al nucleótido individual como un gen en algunos casos especiales, pero los nucleótidos individuales no desempeñan el mismo papel que los genes en la evolución o en el desarrollo —sólo hay, por ejemplo, cuatro de ellos— y no hay ninguna otra unidad que sea más grande y sea «particular» tal como supuso Fisher. En la concepción más reciente de los sistemas genéticos, la coincidencia entre un modelo de evolución como una competición entre alelos y lo que de verdad pasa en los sistemas genéticos es más parcial. Lo importante no es sólo que los genes sean entidades más indefinidas y borrosas de lo que se suponía; la cuestión es más bien por qué no se asemejan tanto a partículas. Los genomas, al menos en organismos como nosotros, son entidades más organizadas, en las que una gran proporción del ADN del organismo se dedica a sutiles procesos de regulación de la expresión de regiones «codificantes». Los nuevos genomas se hacen combinando pedazos grandes del genoma de cada progenitor, y esto no se parece gran cosa a barajar una colección de alelos y unirlos todos en una línea.

Antes de recapitular todo lo que hemos visto, trataré otro conjunto de fenómenos a los que tiene que enfrentarse cualquier modo de ver estos asuntos. El sexo, como hemos visto, permite que se transmita un pedazo de genoma mientras que otros no, de modo que pedazos pequeños de material genético pueden proliferar al tener buenos efectos en muchos entornos distintos. Una vez que se da un modo de transmitir un pedazo de genoma mientras que otras partes del mismo genoma no se transmiten, existe la posibilidad de que haya tramos de ADN que hagan cosas que les proporcionan una ventaja sobre otros fragmentos de material genético *dentro* del mismo organismo (Burt y Trivers 2006). Un ejemplo de ello lo constituyen los alelos que *distorsionan la segregación*, que subvierten la «equidad» habitual de la meiosis. Cuando se producen las células sexuales en un organismo con dos alelos distintos para una misma posición(47) —un organismo representado como *Aa*— a menudo la mitad de las células contienen *A* y la otra mitad *a*, pero un distorsionador de la segregación se introducirá a sí mismo en más de la mitad de los gametos del organismo al sabotear la producción de gametos que contengan el otro alelo. Otro ejemplo es un cierto tipo de «gen saltarín», un gen que puede ir moviéndose por el genoma. Un transposón LINE establece el código(48) de una molécula de ARNm que se traduce para producir un par de proteínas que se enlazan con el ARNm y transcriben inversamente el ARN de vuelta a las células del genoma pero en una nueva localización. Así que ahora hay dos copias de ese elemento en el genoma mientras que antes sólo había una. No veo estos fenómenos como algo indicativo de la naturaleza general de la acción de los genes, sino como casos derivados —del mismo modo que el parasitismo no es un modelo de la vida en general—, estos casos no son un modelo de cómo operan en general los genes.

En resumidas cuentas, el ADN es tanto la memoria como parte del sistema de control de las células. Ya que el ADN es copiado, puede evolucionar por derecho propio. En una población sexual un fragmento de ADN puede persistir largos periodos de tiempo bajo la forma de copias incluso si el genoma de cada organismo va surgiendo y desapareciendo. Los modelos clásicos de la evolución se aprovechan de este hecho y hacen de él la base para representar el cambio a largo plazo; la evolución se comprende entonces como el

cambio en la frecuencia de los alelos en un acervo genético. En el segundo capítulo distinguí las *abstracciones* de las *idealizaciones* en las ciencias. La abstracción implica dejar cosas fuera, la idealización conlleva imaginar que las cosas son más simples de lo que son. Algunos debates acerca de los modelos genéticos de la evolución pueden expresarse cuestionándonos en qué medida los modelos clásicos de selección natural sobre genes concebidos como similares a partículas, no son meramente abstractos sino que también llevan a cabo una idealización —no sólo del modo obvio, en su tratamiento de los sistemas de apareamiento y cosas parecidas, sino en su consideración de los genes mismos—.

Ciertamente estos modelos sólo siguen la pista a unas pocas características de un complejo conjunto de procesos. Y los objetos que parecen indefinidos y vagos cuando se los mira de cerca pueden volverse útiles y nítidos una vez que se los contempla desde más lejos. Prácticamente *cualquier* objeto que parezca nítido a un nivel macroscópico muestra unas fronteras borrosas, una cierta continuidad con su entorno, si lo miras suficientemente de cerca. Un ser humano tiene unos límites poco claros cuando pensamos en sus simbiontes bacterianos, pero eso no importa cuando nos dedicamos a la demografía o a la economía; entonces nos centramos en los humanos como unidades. Antes critiqué a Richard Dawkins por decir que los genes tienen una «integridad marmórea». Pero incluso el *mármol* carece de integridad marmórea si lo miras suficientemente de cerca. Del mismo modo, al considerar los sistemas genéticos de forma detallada, el gen resulta desparticulizado. Pero la biología evolutiva trabaja en una escala distinta. Quizá si considerásemos el cambio en una especie entera a través de un largo periodo de tiempo, nos centraríamos en los genes(49) y la evolución sí parecería ya un cambio en las frecuencias de los alelos.

Ésta es una perspectiva. La otra, de la que me siento más cerca, piensa que nuestra comprensión de los sistemas genéticos está más en desacuerdo con este modelo de competición entre genes que los ve como partículas. Tratar los genes de este modo debería considerarse como una simplificación deliberada. Lo importante no tiene que ver sólo con el desdibujarse de los límites, sino con una concepción distinta del genoma en todas las escalas. Los genomas

son objetos más organizados y su partición en genes es algo más artificial de lo que suponían los modelos clásicos. Aquí planteo la oposición entre las dos concepciones de forma cruda. También son posibles otras opciones mixtas o intermedias y es probable que en los próximos cincuenta años, o quizá incluso en los próximos diez, cambie de nuevo nuestro modo de ver los genes y los genomas.

LECTURAS ADICIONALES

Sobre genética, Falk (2009), Griffiths y Stotz, (2013); sobre los genes, Burian (2004), Gerstein *et al.* (2007); sobre la causalidad, Beebee *et al.* (2010); sobre los genes y el entorno, Oyama **et al**. (2001); sobre la información, Oyama (1985), Kay (2000), Maynard Smith (2000) y véase la nota 4; sobre genes y evolución, Sterelny y Kitcher (1989), Jablonka y Lamb (2005), Haig (1997, 2012).

7. LAS ESPECIES Y EL ÁRBOL DE LA VIDA

Siempre que pensamos o describimos algo, vamos reconociendo «clases» de algún tipo, puede incluso que sea inevitable hacerlo. En el caso de los seres vivos, desde hace mucho las *especies* se toman como especialmente importantes; una especie parece ser la *clase básica de organismo* que algo es. Algunos problemas filosóficos que se dan con las especies provienen de cuestiones generales acerca de qué significa identificar —o inventar— clases y categorías en la naturaleza. Otros surgen en el encuentro de algunos modos intuitivos de pensar acerca de las especies y la perspectiva sobre el mundo de lo vivo que nos proporciona la biología evolutiva.

7.1. De una concepción tipológica a una concepción filogenética de la especie

Una concepción completa de las especies incluye dos partes. La primera es la concepción de los *criterios de agrupación* que sitúan a los organismos en especies. La otra es la concepción del *estatuto*(50) de especie, sobre qué tipo de cosa es ese grupo. Puede usarse la misma distinción para otras clases. (¿Qué agrupa a los organismos en el mismo género o filo? ¿Qué tipo de cosa es un filo?). En esta sección nos centraremos en los criterios de agrupación.

Un buen lugar para comenzar lo ofrece la perspectiva *tipológica* sobre las especies. Según esta perspectiva tipológica, los organismos pueden dividirse en tipos, de modo que cada individuo de un tipo posee una naturaleza subyacente, un conjunto de propiedades internas distintivas que es característico de ese tipo y no de otros. Esta visión se remontan al menos a Aristóteles. Algunos psicólogos piensan que la visión tipológica de los seres vivos entre los humanos no es del todo consciente y que es el resultado de hábitos que tienen su base en nuestra historia evolutiva [39] Además, las concepciones tipológicas se describen a menudo como «esencialistas», una idea

que examinaré más tarde.

Darwin y la teoría evolutiva transformaron nuestro modo de pensar acerca de las especies. A veces se cuenta la historia de que todos antes de Darwin eran esclavos de la concepción tipológica que Darwin hizo estallar. La historia real es más compleja (Winsor 2006), aunque ciertamente Darwin cambió el panorama. A partir de entonces, las especies tuvieron que ser consideradas cosas que pueden evolucionar lentamente a partir de otras especies y cuyos límites quedaban poco definidos. Desde un punto de vista darwinista, que haya variación dentro de una especie no se debe a una imperfección o al reconocimiento defectuoso del tipo en cuestión, sino que se trata del estado normal de las cosas —seguiré explorando este modo de considerar las variaciones al final del próximo capítulo—. Es posible meter con calzador el pensamiento evolucionista en una concepción tipológica, aunque desde Darwin se ha buscado una alternativa que encaje mejor con la perspectiva evolutiva. Se han propuesto al menos dos docenas de distintos «conceptos de especie», aunque —por suerte— pueden agruparse en un número menor.

Una manera sencilla de alejarse de la perspectiva tipológica consiste en considerar las especies como colecciones de organismos que se agrupan por su *similitud general*, en relación a características como la forma, la figura o la fisiología. Dicha perspectiva acepta que dentro de una especie haya variaciones y que una especie pueda convertirse en otra, aunque acepta que pueden reconocerse «grupos» definidos de organismos. Esto se conoce como la concepción *fenética* de las especies. Se asocia la fenética con una actitud poco exigente sobre el estatus de las especies y otras categorías taxonómicas en biología; considera estas clasificaciones como herramientas que es mejor construir antes de ponerse a teorizar sobre las unidades «reales» de la naturaleza [40].

Algunos de los problemas que suscita este enfoque tienen que ver con la misma idea de «similitud general», que depende de cuáles sean las propiedades que se elijan y cómo se combinen para obtenerla. Pero supongamos que esta *similitud general* tenga sentido; también habrá casos que proporcionen desviaciones indeseadas(51). En primer lugar esto sucede en los casos de «especies hermanas», por ejemplo en moscas de la fruta, en los que

dos o más especies en un mismo grupo son casi indistinguibles. En el otro extremo hay especies «politípicas» que incluyen varios «grupos fenéticos» en su interior, que normalmente son considerados como una especie. Hasta aquí sería razonable que un defensor de la concepción fenética dijera que estas objeciones son peticiones de principio: si la similitud es lo que cuenta, en último término no habría tantas especies de moscas de la fruta. Quizá, pero las consecuencias de esta réplica serían terribles. En algunas especies, los machos y las hembras son muy diferentes. Los machos pueden ser minúsculos parásitos adheridos a hembras mucho más grandes («machos enanos», como los de los percebes, los rapes o los argonautas). Si alguien de verdad pensase acerca de las especies en términos de su similitud general, consideraría que los machos y las hembras pertenecen a especies distintas.

En el caso de las diferencias sexuales es la reproducción lo que parece unir organismos de diferente aspecto en una única especie. Y quizá esto es todo lo que necesitamos para comenzar a analizar. Quizá una especie es una *comunidad reproductiva* —una colección de organismos que pueden reproducirse entre sí y no con otros organismos que quedarían fuera de esta colección—. La versión más famosa de este modo de ver las especies fue desarrollada por Ernst Mayr (1942). Según el *concepto de especie biológica* de Mayr, las especies son «grupos de poblaciones naturales que se reproducen potencial o realmente y que están reproductivamente aisladas de otros grupos similares». Llamar a este concepto de especie «el biológico» resulta equívoco pues otros conceptos de especie son también biológicos. Así que, en general, lo llamaré *análisis de comunidades reproductivas*. Según esta concepción, las especies tienen un estatus distinto al de otras categorías taxonómicas como las clases, los filos y demás. A menudo se considera que estos «taxones más altos» son sólo conjuntos de especies que hemos decidido agrupar por razones de conveniencia. Por el contrario, las especies son unidades evolutivas reales.

En la cita anterior, Mayr definía las especies como grupos de *poblaciones* en vez de como grupos de *organismos*. ¿Cómo sabemos a qué «población» pertenece un organismo? La idea que queremos capturar(52) es que las especies son conjuntos de organismos que pueden reproducirse entre sí. Pero incluso dejando a un lado a los

individuos estériles, no todo par de organismos dentro de una especie puede reproducirse; no pueden hacerlo dos individuos del mismo sexo. Así que podría decirse algo así: una especie es un grupo de organismos que tienen la capacidad de compartir *descendientes*. Puede ser que lo que compartan sean descendientes-nietos, en vez de descendientes directos.

La versión de la perspectiva de la comunidad reproductiva citada arriba señalaba que los organismos de una misma especie eran aquellos que «potencial o realmente» se reproducen entre sí. Lo que parece un planteamiento a medio camino entre dos planteamientos distintos. Puede decirse que una especie es un grupo de organismos conectados por relaciones reproductivas *reales* que está separado de otros grupos similares. Pero, al hacerlo, mucho pasa a depender de cuestiones accidentales(53). Por ello es tentador añadir la idea de la reproducción «potencial». Sin embargo, ello conduce a nuevos problemas. Supongamos dos grupos que, de hecho, no se reproducen entre sí, aunque habitan el mismo entorno, porque muestran una preferencia por su propia clase al elegir una pareja; no hay ningún impedimento fisiológico a que se reproduzcan entre ellos. Por ejemplo: varias clases de «peces hamlet» (*Hypoplectrus*) que viven en las mismas aguas *pueden* reproducirse entre sí, pero prefieren no hacerlo. ¿Se trata de una especie o de varias? Otros grupos de peces «cíclidos» en África muestran preferencias similares, aunque en su caso la creciente oscuridad de las aguas que habitan ha hecho que ya no puedan distinguir fiablemente su tipo preferido del resto, por lo que los apareamientos con miembros de los otros grupos están haciéndose cada vez más frecuentes[41]. ¿Es entonces un caso en el que siempre se trató de una sola especie porque «potencialmente», se podían reproducir, o un caso en el que la barrera entre las especies se está desmoronando? Los biólogos tienden a afirmar esto último. El mismo Mayr acabó por abandonar el término «potencialmente» de sus definiciones de «especie» (1969). También hay casos en los que se dan «cadenas» de compatibilidad reproductiva en los que (expresado de un modo simplificado) *A* puede reproducirse con *B*, *B* puede reproducirse con *C*, pero *A* no puede reproducirse con *C*. Es famoso el caso de las poblaciones de salamandras que forman un anillo alrededor del Valle Central en California. En una situación de

«especie que forma un anillo» como ésta, ¿tenemos una especie o varias?

Un mayor problema lo representan las bacterias y otros organismos asexuales que no forman comunidades reproductivas en ningún sentido relevante que podamos considerar. No se trata de que las bacterias nunca intercambien genes. Lo hacen, pero de un modo más desordenado que organismos como nosotros, y con grupos con los que sólo mantienen relaciones distantes (Franklin 2007). Las bacterias no forman comunidades reproductivas, pero parecen formar especies. Al menos *aparentemente* pueden decirse muchas cosas útiles y significativas acerca de especies de bacterias como la *E. coli*.

Una concepción rival a la de las comunidades reproductivas, que afronta mejor el asunto de los organismos asexuales, es la que analiza la «cohesión» de las especies (Templeton 1989). Ésta sostiene que una especie es un grupo de organismos unidos por *algún* factor dentro de una variedad de «mecanismos de cohesión». Uno de estos mecanismos es el sexo, pero otros son ecológicos; incluye vivir vidas similares en entornos similares. Van Valen (1976) y otros han desarrollado una perspectiva sobre estas especies basándose exclusivamente en estos factores ecológicos.

Introduciré a continuación un problema que comparten *todas* las concepciones que hemos visto hasta ahora. Todas ellas funcionan bastante bien cuando se trata de ir clasificando en especies los organismos vivos en un momento concreto, pero muestran graves problemas cuando comparamos organismos vivos en distintos momentos del tiempo. Esto se debe a que, a no ser que la evolución sea abrupta, en cualquier linaje habrá un cambio gradual en las compatibilidades reproductivas, un cambio gradual en el fenotipo y un cambio gradual en el modo de vida y la ecología. Lo importante de la idea de especie es que lleva a cabo una *partición* de los seres vivos entre aquellos que pertenecen a la especie S_1, los que pertenecen a la especie S_2 y así sucesivamente. Una partición es un conjunto de categorías que no se superponen, de modo que cada objeto está o en una categoría o en otra y todo objeto cae dentro de alguna categoría. En la mayoría de casos, «pensar en particiones» funciona bastante bien (si permitimos excepciones y casos límite) al comparar organismos presentes a la vez[54], pero es mucho menos

apropiado para describir los cambios que se producen a lo largo del tiempo.

Estos problemas temporales son mejor abordados con el concepto *filogenético* de especie. Esta aproximación comienza con la idea de que la vida en la Tierra toma la forma de un «árbol», una idea que exploraremos más adelante en este mismo capítulo. El árbol de la vida representa el conjunto de todas las relaciones de ascendencia y descendencia entre seres vivos en la Tierra, y presenta la forma (para casi todos los organismos) de una serie de ramificaciones en las que un linaje se divide en dos. Si el árbol es una característica real de la vida en la Tierra, quizá podamos decir que *las especies son las ramitas*. O expresado de un modo más preciso: las especies son segmentos de un árbol entre puntos de ramificación (Cracraft 1983). Esta concepción deriva de Willi Hennig (1966), el fundador de la aproximación «cladista» a la clasificación biológica. Está emparentada con la concepción de la comunidad reproductiva, pero mientras que ésta se preguntaba «¿con quién te puedes reproducir?», la concepción filogenética se pregunta «¿quiénes son tus ascendientes y quiénes tus descendientes?».

La aproximación filogenética tiene otras ventajas. ¿Cómo podemos señalar a qué especie pertenece una abeja obrera estéril? No se trata de tener en cuenta *con quien* se puede reproducir sino *de quién* proviene. Hay un problema que siempre ha estado al acecho en la concepción de la especie como una comunidad reproductiva, un problema que pasamos por alto al hablar de «poblaciones» que se reproducen entre sí; como antes indiqué, para poder referirnos a éstas, necesitamos que se nos diga cómo agrupar los organismos en poblaciones. Pero las concepciones filogenéticas también nos sitúan ante consecuencias sorprendentes. Hay distintas versiones de la concepción filogenética y algunas de estas singularidades varían de una versión a otra, Para una versión (que podemos encontrar en el mismo Hennig) una especie se extingue en cuanto se forma una nueva especie al producirse una ramificación; con cada ramificación se extingue una especie y surgen dos nuevas, incluso si una de las «nuevas» es indistinguible de la especie «extinta». Podemos evitar este resultado diciendo que si una de las ramas es mucho mayor y la otra es un pequeño brote, algo que

probablemente pasa a menudo en la naturaleza, entonces la vieja especie ha pervivido en la rama más grande. Otra consecuencia —que encontramos en todas las versiones de esta perspectiva— es que una especie persiste en la medida en que no se dé una ramificación, sin tener en cuenta todos los cambios que se den en ese linaje.

Las concepciones filogenéticas también encuentran problemas al tratar con organismos asexuales como las bacterias, no porque no haya ramificación de linajes sino porque hay demasiada; cada caso de reproducción es una ramificación. Al pensar en bacterias resultan de nuevo atractivas las concepciones parecidas a la fenética. Los microbiólogos a menudo tienen un modo de considerar las especies que es, al menos, parcialmente fenético (Ereshefsky 2010). Después de todo, quizá el panorama no resulta tan negro para ese enfoque, incluso más allá de las bacterias. Las versiones originales de la concepción fenética surgieron a mediados del siglo XX y también entonces vivieron su decadencia. Desde entonces, los avances en biología molecular han modificado enormemente las maneras de medir la similitud entre organismos y esto ha conducido a un resurgir parcial del enfoque fenético. ¿Por qué no olvidarnos de la idea de una similitud «general» y centrarnos en la similitud *genética*?

A veces, los que se oponen a las concepciones tipológicas afirman que no hay características genéticas únicas para cada especie[42]. Si lo que se defiende es que no sería posible determinar a partir del genoma si un organismo ahora vivo es, por ejemplo, un miembro de la especie *Homo sapiens* o de alguna otra especie, esta afirmación es probablemente falsa. Las especies son genéticamente variables, lo que es compatible con poseer determinadas características específicas(55). Si partimos de un marco filogenético, para el que las especies son partes de una estructura arbórea, deberíamos esperar que cada linaje fuese acumulando peculiaridades genéticas, mostrando las marcas de su posición en el árbol de la vida. El perfil genético característico de una especie no tiene que tomar la forma de un tramo de ADN que todos los miembros comparten exactamente en la misma forma, y probablemente no lo hará, si bien no hace falta que esto ocurra para que un perfil genético sea real y reconocible. Un análisis de las

especies que se centre en conjuntos de caracteres («clusters» genéticos)(56) puede llevarse a cabo tanto con organismos sexuales como con asexuales (Mallet 1995).

Supongamos que todas, o la mayor parte de las especies, tienen perfiles genéticos que nos permiten agrupar los organismos que existen en un momento dado en una especie u otra. Esto no hace que todas los problemas queden dirimidos, y creo que los autores que niegan que las especies sean genéticamente únicas tienen en mente otros asuntos. No hay razón para pensar que un perfil genético característico de una especie en un momento dado se mantendrá fijo dentro de ese linaje. E incluso suponiendo que podamos identificar un conjunto de características genéticas distintivas de, por ejemplo, nuestra propia especie, el *Homo sapiens*, ¿sería *imposible* que un organismo viviera una reconocible vida humana sin estas características genéticas? Hasta donde yo sé, ésta es una pregunta para la que no tenemos respuesta (incluso si no nos ponemos muy estrictos con todas las ambigüedades implicadas en la idea de imposibilidad). No sería sorprendente que hubiera genes específicos en los humanos que resultaran indispensables para poder vivir una vida típica de humano, aunque tampoco sorprendería que no los hubiera; la pérdida de estos genes podría compensarse con la presencia de otros. Y una vez que dejamos de centrarnos en especies muy separadas de las demás, como la nuestra, y pasamos a considerar casos en los que hay un gran número de especies distintas (de peces o de moscas de la fruta) muy similares en sus modos de vivir, resulta claro que el estilo de vida de una especie puede vivirse con el genoma de otra. Los humanos, que no tienen parientes cercanos existentes y que viven vidas tan inusuales, no son un buen modelo para las especies en general.

Llegados a este punto, parecería razonable afirmar que no debemos preocuparnos por elegir entre estas perspectivas sobre las especies, siendo cada cual razonable dentro de los criterios que ellas mismas proponen(57). Quizá lo más adecuado sería tener una actitud «pluralista»; deberían usarse distintos conceptos de especie según los distintos propósitos que tengamos[43]. Quizá. Pero también es posible una reacción distinta. Quizá el que no haya un único criterio de agrupamiento aplicable a todos los casos es un

problema propio de la idea misma de especie biológica. Quizá hablar de «pluralismo» es un modo de negarse a aceptar que el concepto de especie se ha *desintegrado* —no se trata de que se haya fragmentado sino derrumbado [44] —.

Una posición cercana a esta descripción consiste en defender que «hablar de especies» puede ser útil en biología, incluso si las especies no son unidades reales del mundo natural. Según he ido escribiendo este capítulo he empatizado cada vez más con este modo de ver las cosas. Quizá se deba que nos centramos excesivamente en los casos más desconcertantes, pero desde un punto de vista evolutivo el concepto de especie podría llegar a parecer el intento de hacer distinciones en algo indistinguible. Si tenemos esto en cuenta, el problema que deberíamos atender es el de cómo categorizar organismos que viven en momentos distintos. Ernst Mayr señaló que su concepto biológico de especie debía usarse de un modo «no dimensional». Esta expresión es oscura, pero lo que quería decir es que su concepto de especie no debería usarse para comparar organismos que hayan vivido en momentos diferentes. Mayr sostenía que según se alejan dos organismos más y más en el tiempo, se hace cada vez menos importante discutir acerca de si pertenecen o no a la misma especie. Quizá tuviera razón, pero si las especies son unidades reales en la naturaleza, entonces para todo par de organismos, sin importar cuándo hayan vivido, debería haber algo que permitiera discernir si pertenecen o no a la misma especie. Este principio no debería usarse de un modo obsesivamente estricto; podría haber casos límite y excepciones. Pero suponer que la idea de especie sólo puede usarse con organismos presentes en el mismo instante del tiempo y que para la mayor parte de pares de organismos no debería plantearse la cuestión «¿están en la misma especie?», es renunciar a las especies como unidades reales en la naturaleza.

7.2. Particularidades, propiedades y tipos

Antes distinguí la cuestión de los *criterios de agrupación* de la cuestión del *estatuto* de especie. Hemos dejado los criterios de agrupación bastante desordenados. En esta sección vamos a ver los otros asuntos. Cuando nos preguntamos por el estatuto de las

especies, nos sumergimos en la metafísica, la parte de la filosofía que se hace las preguntas más generales acerca de la naturaleza de la realidad.

Cuando alguien se pregunta qué tipo de cosa es una especie, la respuesta que surge de modo más natural en primer lugar es que una especie es una *clase*. ¿Qué es una «clase»? Aparentemente una clase es un conjunto de cosas unidas por tener en común una propiedad o unas propiedades. Michael Ghiselin (1974) y David Hull (1976) sostuvieron que éste es el camino equivocado para pensar acerca de las especies. Una especie es un *individuo*.

He usado mucho el término «individuo» en el capítulo 5. La concepción Ghiselin-Hull de las especies usa el término en un sentido más amplio. En términos generales, lo que dicen es que una especie es una cosa *particular*, un objeto único localizado en el espacio y en el tiempo. Su argumento principal es que las especies han de ser individuos si van a desempeñar el papel que les atribuye la biología evolutiva. Las especies evolucionan. Nacen, cambian y desaparecen. Eso son cosas que sólo hacen los individuos. Por ello, a pesar de resultarnos familiar hablar de los organismos como *instancias*(58) de sus especies, lo que de verdad deberíamos decir es que un organismo es una *parte* de su especie —es una parte física de un gran objeto disperso—. La relación que se da entre tú y la especie humana es la misma, desde un punto de vista lógico, que la que hay entre tu mano izquierda y tu cuerpo entero.

Para abordar esta cuestión comenzaré haciendo algunas distinciones generales que implican modos de agrupar las cosas. Una forma de pensar sobre los agrupamientos consiste en partir de la idea de *conjunto*. Un conjunto es una colección de objetos, los *miembros* del conjunto. A menudo se piensa que los conjuntos son algo «abstracto», como los números o las funciones matemáticas, incluso cuando los miembros del conjunto son objetos físicos. Una segunda forma de pensar acerca de los agrupamientos se basa en la idea de *suma*. Una suma (en el sentido que aquí nos importa) tiene partes en lugar de miembros. Tu mano izquierda es parte de tu cuerpo, no un miembro o una instancia de tu cuerpo. La suma de las partes de tu cuerpo tiene un peso y una localización; puede moverse. Muchos filósofos negarían que los conjuntos puedan moverse.

Una tercera forma de pensar acerca de los agrupamientos parte de las ideas de *propiedad* y de *compartir* propiedades. Distintas mesas comparten la propiedad de estar hechas de madera. Hay algo metafórico en este uso del término «compartir», pudiendo esta misma idea expresarse en un lenguaje más técnico que puede, o no, aclarar las cosas: todas las mesas *instancian* la misma propiedad.

¿Cómo encaja aquí la idea de «clase»? La veo como algo a medio camino entre la idea de una propiedad compartible y la idea de conjunto. A veces se habla de clases para referirse a los objetos que constituyen esa clase. Entonces una clase parece un conjunto. A veces parece hablarse de clases para referirse a aquello que agrupa a los objetos que constituyen la clase; esto se acerca más a una propiedad. Ya que la palabra «clase» presenta esta ambigüedad, me centraré en las tres cosas que parecen distinguirse aquí: conjuntos, sumas y propiedades.

¿Cómo deberíamos pensar sobre las especies? Algunos filósofos han argumentado contra la realidad de todo lo que tenga pretensiones de generalidad, ya sean conjuntos, propiedades o incluso, ocasionalmente, sumas. Si los conjuntos no existen en absoluto, entonces si las especies fuesen reales no podrían ser conjuntos. No intentaré resolver aquí estas cuestiones. Supondré que los tres modos de pensar son, en principio, aceptables. La cuestión es cómo se relacionan con las especies. Sugiero que los tres modos de pensar sobre las especies están bien. Las especies no son *realmente* sumas (grandes particulares dispersos), ni realmente conjuntos, ni clases definidas por propiedades compartidas. Las especies son aspectos de la organización del mundo sobre los que podemos pensar de tres modos distintos. Podría parecer extraño que podamos llegar a saber esto sin haber acordado previamente un criterio sobre qué constituye una especie. Pero, en términos generales, el mensaje sirve para todos los criterios de agrupación de los que antes hemos hablado o, al menos, para todas aquellas concepciones que consideran las especies como algo real.

Para argumentarlo me voy a servir de dos ejemplos adicionales. Uno es el ejemplo del *dióxido de carbono*. El otro es el de *los Churchill*. Al decir «los Churchill» me refiero a la colección de personas que constituían la familia cercana de Winston Churchill. (La elección de los Churchill no se debe a ningún motivo en

particular, podemos elegir la familia que más nos guste). ¿Cuál es el «criterio de agrupación» para los Churchill? Se basa en las relaciones ascendiente-descendiente y otras relaciones causales como el matrimonio. Una vez que sabemos que alguien es un ser humano, para ser un Churchill no basta con parecerse a otros Churchill; hay que estar conectado causalmente con Winston y con los otros Churchill del modo adecuado. Esto recuerda al concepto filogenético de especie. Pero desde un punto de vista metafísico, los tres modos de pensar acerca de los Churchill son posibles. Se puede pensar acerca de los Churchill como un conjunto del que cada persona individual es un miembro. Se puede pensar en la familia como una suma, un objeto con partes. Y se puede considerar la propiedad de *ser un Churchill* como algo que todos comparten. Cada uno de los tres modos de agrupar nos permite decir cosas distintas. Decir que «la familia Churchill se fue de Londres» es tratarla como un particular, como algo que puede desplazarse por el espacio. Si afirmamos que «a todos los Churchill les gustaban los puros» probablemente estamos pensando acerca de ellos como si fuesen un conjunto. Pero también podemos afirmar que «ser un Churchill es lo que le proporcionó el trabajo». Entonces estamos usando el lenguaje de las propiedades.

A diferencia de los Churchill, el *dióxido de carbono* es una clase que puede entenderse de un modo «tipológico». Ser una molécula de CO_2, consiste en tener un átomo de carbono y dos de oxígeno organizados de un modo concreto. Desde este punto de vista, no se parece nada ser una molécula de dióxido de carbono a ser un Churchill. Pero también aquí disponemos de los tres modos de pensar sobre los agrupamientos. Se puede decir que el hielo seco está hecho de dióxido de carbono (propiedad); se puede decir que todas las moléculas de dióxido de carbono contienen 22 protones (conjunto); y se puede decir que la cantidad de CO_2 en la atmósfera terrestre ha experimentado un gran incremento en la época industrial (suma).

Los tres modos de pensar acerca del dióxido de carbono y los Churchill están a nuestra disposición y pasa exactamente lo mismo si pensamos en chimpancés —en la especie *Pan troglodytes*—. Hay gente que piensa en la categoría de chimpancé como algo parecido a la categoría de los Churchill —como algo definido por su

ascendencia—. Otros piensan que se parece más bien al dióxido de carbono. Pero, *ya sea la una o la otra*, se puede considerar como un conjunto, como una suma o como una propiedad. Las especies pueden verse como *grandes* particulares —como algo que apareció en un momento en particular, como una parte de la totalidad de la vida en la Tierra—. También puede considerarse la especie de los chimpancés como un conjunto de organismos y se puede hablar de *ser un chimpancé* como una característica que comparten varios objetos y, de ese modo, pensar en los chimpancés como una *clase* de cosa.

Cada uno de estos modos de hablar, ya sea en términos de conjuntos, de sumas o de propiedades, es un modo que hemos elegido los humanos de elegir una estructura para el mundo**(59)**. Estos modos de agrupar las cosas pueden denominarse «marcos ontológicos» (o sencillamente «marcos»). Aunque en todos los casos que hemos explorado hasta ahora podemos *disponer* de los tres, algunos marcos encajan con más naturalidad con algunos de los criterios de agrupación que otros, y algunos criterios de agrupación son más útiles que otros en ciertos casos específicos. El lenguaje de las propiedades resulta especialmente útil al tratar con cosas como el dióxido de carbono y el lenguaje de las sumas es más útil para tratar con cosas como los Churchill. *Ser un Churchill* es una propiedad rara, y el objeto disperso constituido por todo el CO_2 del mundo es un particular raro (tanto que podemos tener dudas acerca del ejemplo que vimos dos párrafos antes que éste).

¿Qué diferencia hay? Se puede expresar una diferencia entre ellas haciendo uso de otra distinción metafísica, la que hay entre las propiedades *intrínsecas* y las *extrínsecas* de un objeto. Las propiedades intrínsecas son aquellas que no dependen de la existencia y organización de otros objetos. La composición química de un objeto es intrínseca. Las propiedades extrínsecas sí dependen de qué otros objetos haya y de cómo sean estos**[45]**. Es intrínseco que algo sea una molécula de CO_2; es extrínseco que algo sea un Churchill. Las propiedades extrínsecas a menudo son denominadas «relacionales». En algunos casos especiales es mejor el término «extrínseco», pero las propiedades extrínsecas son, de hecho, una cuestión de relaciones. Muchos filósofos han considerado las

propiedades extrínsecas como propiedades de segunda, o menos reales, que las propiedades intrínsecas. Cuando se usa una concepción como ésta para tratar las relaciones mismas como algo de segunda, creo que se está cometiendo un error. Pero el *lenguaje* de las propiedades puede usarse de modo más natural cuando las propiedades son intrínsecas. A menudo se habla con naturalidad de partes y todos cuando las relaciones son muy importantes. Pensemos en los componentes de nuestro cuerpo: podemos hablar del conjunto de partes que constituyen nuestro cuerpo; o podemos hablar de la propiedad de *ser una parte de mi cuerpo*. Pero la mayor parte del tiempo parece más útil pensar en partes y todos. Esto se debe a que lo que unifica esas partes en un único cuerpo es algo que sucede con las relaciones entre ellas, no con sus características intrínsecas, y el operar de nuestro cuerpo es muy sensible a las relaciones entre las partes que lo constituyen.

Volviendo a las especies: las propiedades filogenéticas y ecológicas de los organismos son extrínsecas. Las propiedades genéticas y «fenéticas» son intrínsecas. (Las propiedades que se usan al analizar las especies como comunidades reproductivas a veces son llamadas extrínsecas, pero constituyen un caso más complejo). Si se piensa sobre las especies filogenéticamente, será natural considerarlas como particulares. Si se piensa sobre ellas genéticamente, será más natural considerarlas clases unidas por propiedades compartidas. Otras ideas científicas pueden hacernos preferir un modo o el otro. Algunas defensas de las especies como individuos enfatizan su «cohesión» interna, incluyendo la tendencia a continuar existiendo a lo largo del tiempo. En la medida en que las especies hacen cosas así, una especie se parece más a un cuerpo humano que a un conjunto de moléculas de CO_2 flotando en un gas. Pero estas afirmaciones sobre la «cohesión» de las especies resultan controvertidas y algunos defienden que, de todos modos, unidades más pequeñas que la especie —las poblaciones locales— son más importantes en las explicaciones evolutivas (Ehrlich y Raven 1969). Si esto último fuera cierto, no estaríamos tan motivados para hablar de las especies como grandes particulares, aunque aún sería posible.

¿Y qué pasa con los conjuntos? Hablar de conjuntos no acarrea tantas complicaciones como hablar de sumas y propiedades. Cuando hablamos de conjuntos estamos menos constreñidos, pero resulta

menos sugerente. En parte por esta razón los conjuntos son populares en filosofía, pues ofrecen un modo general de tratar los agrupamientos. Muchas clases de estructuras pueden ser modelizadas en el marco de la teoría de conjuntos. Philip Kitcher (1984) se decantó por esta opción en el debate acerca de las especies; dijo que una especie es un conjunto y que tanto sus propiedades intrínsecas como extrínsecas pueden ser importantes para determinar en qué especie está un organismo. Kitcher es también un pluralista cuando se trata de los agrupamientos de especies.

Además, aquí puede establecerse una conexión con otro concepto controvertido, la idea de *esencia*. A menudo se asocia este término con una concepción tipológica de las especies —a veces los términos «esencialista» y «tipológico» son usados como si fueran equivalentes—. Una esencia es una propiedad interna que hace que algo sea lo que es. Sin embargo, hay filósofos que aceptan los análisis de comunidades reproductivas o los análisis filogenéticos y que pretenden que éstos no implican rechazar la idea de esencia de una especie, sino solamente un modo distinto de entender qué son las esencias de las especies. Quizá la esencia de una especie es su posición en el árbol de la vida[46].

Es *posible* defender que la «esencia» de algo es extrínseca; pero la idea de esencia se usa de un modo más natural cuando nos referimos a propiedades intrínsecas. Las esencias han sido consideradas históricamente como propiedades «expresadas» en el comportamiento y las características observables de los objetos que las tienen. Esta idea de «expresión» es ciertamente sospechosa, pero al menos parece correcto afirmar que la naturaleza interna de algo puede *manifestarse* en su forma de comportamiento. Esto tiene sentido en el caso del CO_2. Pero las propiedades extrínsecas por sí mismas no pueden dar lugar de este modo a los comportamientos de los objetos. A pesar de ser causalmente importantes, ¿pueden ser manifestadas o expresadas? Usar la palabra «esencia» para referirnos a propiedades extrínsecas conlleva aferrarse a una palabra cargada(60) cuando gran parte de su significado original ha sido eliminado.

Diferentes tipos de estructuras en el mundo hacen que diferentes criterios sean útiles y, a menudo, diferentes criterios de

agrupamiento funcionan de modo más natural con un marco ontológico que con otro, Ghiselin y Hull tenían razón al señalar que hay algo importante en la idea de que una especie pueda verse como un gran particular siendo cada organismo una de sus partes. Supuso un valioso cambio de perspectiva, incluso si no fuese verdad que las especies son individuos *en lugar de* ser conjuntos.

Aquí puede establecerse una última comparación al relacionar todos estos asuntos con Internet. «Internet» es el nombre de un gran objeto, de un particular distribuido por el espacio, cuyas partes son los ordenadores individuales con sus archivos y otras máquinas. En 1980 no había muchas razones para hablar de una colección de ordenadores en el mundo como una suma, como un gran individuo; simplemente había un conjunto de ordenadores. Pero el patrón de interacciones que se da entre los ordenadores y sus usuarios hace que ahora sea natural hablar de un gran objeto, Internet, que continuaría existiendo incluso si muchos de los ordenadores que lo constituyen ya no interactuasen entre sí.

7.3. El árbol de la vida y el origen de las especies

En el primer capítulo distinguí dos partes en la teoría darwinista de la evolución: la idea del cambio por selección natural y la idea de un «árbol de la vida». El árbol de la vida se ha vuelto una de las ideas más importantes que organizan la biología. Es una idea tremendamente sugerente, pero ¿qué se supone que *es* exactamente el árbol? A veces se habla del árbol como si fuera una «metáfora», otras como si fuera algo que se ha «descubierto». Pero si el árbol es un descubrimiento, no debería ser una metáfora —o, al menos, debería ser posible reformular «lo descubierto» en términos no metafóricos—. La mayor parte de esta sección explorará el árbol de la vida en sí mismo, pero también me gustaría usar el árbol para ayudarnos con el asunto de las especies, por lo que regresaremos sobre ellas al final.

Como señalé en el capítulo 1, desde algún tiempo antes de Darwin se pensaba acerca de la vida de un modo arbóreo. La innovación de Darwin consistió en pensar el árbol en términos genealógicos, como representación de relaciones de ascendencia y descendencia. A menudo se ven estas relaciones de «descendencia»

como relaciones que conectan a las especies mismas, pero un buen modo de aproximarnos al árbol es comenzar sin suponer nada acerca de las especies y pensar sólo acerca de los organismos individuales.

Imaginemos que tomamos un enorme cubo transparente lleno de gelatina y dibujamos en su interior una marca por cada organismo que ha vivido, comenzando con el inicio de la vida en la parte inferior del cubo y ascendemos desde allí. La coordenada vertical de la marca representa cuándo ese organismo estuvo vivo. Su posición exacta en las otras dos dimensiones no importa, salvo que la descendencia siempre se dibuja un poco por encima de sus progenitores y alejándose del centro, pues cada vez es mayor el número de los organismos que hay que encajar según se va subiendo. También se dibujan líneas entre las marcas para indicar las relaciones progenitor-descendencia. Se continúa el proceso hasta incluir a todos los organismos que han vivido en la Tierra. ¿Qué aspecto tiene el resultado? Desde cerca, se vería una intrincada red de líneas que se dividen y se juntan. Pero, al menos en algunas regiones, también se vería que estas líneas tienden a juntarse en hilos y hebras bastante definidos. Si de algún modo se pudieran agarrar unas cuantas de estas hebras y tirar hacia los lados, veríamos que la mayor parte de la red no se ve arrastrada por aquellas de las que estamos tirando. Si tirásemos de todas las hebras hacia los lados y nos alejásemos lo suficiente para ver cómo todos los puntos y líneas individuales se funden entre sí, lo que entonces veríamos sería la forma general de las relaciones genealógicas entre diferentes clases de vida en la Tierra. Esta estructura adopta formas distintas en distintas regiones, como exploraré más adelante. Pero en la región en la que se encuentran organismos como nosotros, se encontraría la forma de un árbol, una sucesión de ramificaciones que siempre apunta hacia arriba. Incluso allí donde la forma que vemos no se parece a un árbol, hay características comunes a lo largo de toda la estructura. Arriba del todo están los puntos que nos representan a nosotros y al resto de organismos que viven hoy en día. Si imaginamos que volvemos a hacer *zoom* hasta aquel punto de vista y miramos hacia abajo, nos encontraremos con un laberinto de conexiones que se extienden hacia el pasado, pero que presenta un patrón general de convergencia. Para todo par de puntos en la

parte de arriba del árbol —dos organismos hoy en día vivos— pueden encontrarse líneas que los unen con un ancestro común que encuentra en algún lugar más abajo.

He supuesto en esta descripción que la vida, de hecho, se da de un modo históricamente unificado en la Tierra. Podría resultar que hace mucho tiempo se hubieran producido varios orígenes separados de la vida, la mayor parte de los cuales habrían ido extinguiéndose, lo que nos llevaría a la existencia de varias formas desconectadas dibujadas en el bloque. También he supuesto, simplificando las cosas, que tiene sentido contar y representar «organismos» en las primeras fases de la vida en la Tierra. Esto es, probablemente, una considerable idealización, pero lo dejaré así.

Aunque la figura que hemos imaginado dibujar esté compuesta de numerosas abstracciones, metáforas y convenciones pictóricas, el resultado sería una representación de algunos hechos reales acerca de la vida en la Tierra. Se ha dibujado una especie de *mapa*, como el mapa del metro de una ciudad, algo cuya estructura representa fielmente un tipo de conectividad que existe en el terreno que se está cartografiando.

Pensar sobre el árbol de la vida es otro modo de utilizar el estilo de pensamiento que Hull y Ghiselin pusieron en práctica al reivindicar a las «especies como individuos», como veíamos en la sección anterior. El cambio de perspectiva que se produce al pensar toda la vida como un objeto conectado se expresa vivamente en esta cita de Julian Huxley, datada en 1912:

> Del mismo modo que el individuo surge del individuo a lo largo de la línea de la especie, también la especie surge de la especie a lo largo de la línea de la vida, y todo animal y planta, a pesar de su particularidad y su individualidad, es sólo una parte de un continuo flujo de protoplasma que va avanzando, invadiendo y sometiendo la pasiva aunque obstinada materia de lo inorgánico.

Cuando pensamos de este modo en la vida en la Tierra como un objeto único —quizá en unos términos menos imperialistas que los de Huxley— nos percatamos de que la vida en la Tierra tiene una *figura* física, una figura en el espacio y el tiempo que puede ser descubierta por la biología. La figura *total* de la vida en la Tierra en la que pensaba Huxley incluye hechos acerca de dónde vive cada

organismo, quién se come a quién y cosas así. La figura que antes imaginamos en el bloque de gelatina ignora la mayor parte de estas cosas. Pero la forma de árbol en el bloque es una representación de las características *distintivas* de la figura de la vida planteada como hipótesis por Darwin y la teoría evolutiva moderna. Toda teoría que acepte la «generación espontánea» de la vida, como la teoría de Lamarck, difiere del darwinismo en distintos aspectos de la figura de la vida tal y como viene representada por el árbol. Los gusanos eran para Lamarck como el CO_2 es para nosotros; surgen si se dan las circunstancias adecuadas, sin conexión ancestral con otros gusanos. Para algunos el árbol de la vida es visto sobre todo como una herramienta para explicar ciertos hechos particulares acerca de los organismos y sus similitudes. Estoy de acuerdo en que tiene estos usos, pero el árbol desempeña un papel más general. Consiste en el intento de representar ciertos hechos acerca de la forma que toma la vida en la Tierra.

Comencé a hablar del árbol partiendo de las relaciones entre organismos, de modo que cualquier patrón de ascendencia común que conectara a las especies (sin tener en cuenta qué entendemos por especie) estuviera basado en un patrón de ascendencia común que conectase a los organismos individuales. Examinemos con más atención cómo se relacionan la perspectiva más cercana y la más lejana. Uno de los primeros en pensar cuidadosamente el árbol de la vida de este modo fue Willi Hennig, cuya obra *Elementos de una sistemática filogenética* (1968) revolucionó las clasificaciones en biología. Hennig sostenía que cuando hablamos de especies y de otras categorías similares, hacemos descripciones burdas de la totalidad del «tejido» de relaciones entre organismos individuales. Al comienzo del capítulo 3 usamos una versión modificada de uno de los diagramas de Hennig para representar las relaciones entre diferentes escalas.

En el diagrama de Hennig, que es un microcosmos del árbol de la vida tal y como acabo de describirlo, se presuponen algunas cosas que simplifican el diseño. Las relaciones progenitor-descendencia que se trazan entre organismos individuales son sexuales —dos flechas ascienden hasta cada nuevo individuo—. Pero como se discutió en el capítulo 5, gran parte de la vida no se comporta de este modo. Muchos organismos son asexuales, ya sea siempre o

parte del tiempo. Organismos como los helechos tienen una «alternancia de generaciones» entre fases sexual y asexual. En plantas como el álamo temblón es difícil distinguir el crecimiento de la reproducción. Supongamos que Hennig intentase trazar su figura para el caso de las bacterias. En ella, las relaciones progenitor-descendencia entre organismos se presentan como ramificaciones, de modo que uno da lugar a dos, siendo los genes también intercambiados y transmitidos en «transferencia genética lateral». De modo que hay una estructura de ramificaciones de bajo nivel generada por la división celular junto a ocasionales «puentes» entre linajes producidos por la transferencia genética lateral, con lo que algunos puentes conectan organismos lejanamente relacionados. Así que la forma arbórea se disuelve de otros modos cuando tratamos con la vida unicelular. Quizá los caracteres no arbóreos más relevantes son los grandes enlaces simbióticos que dieron lugar a la célula eucariota, especialmente el proceso que generó la mitocondria (§ 5.2).

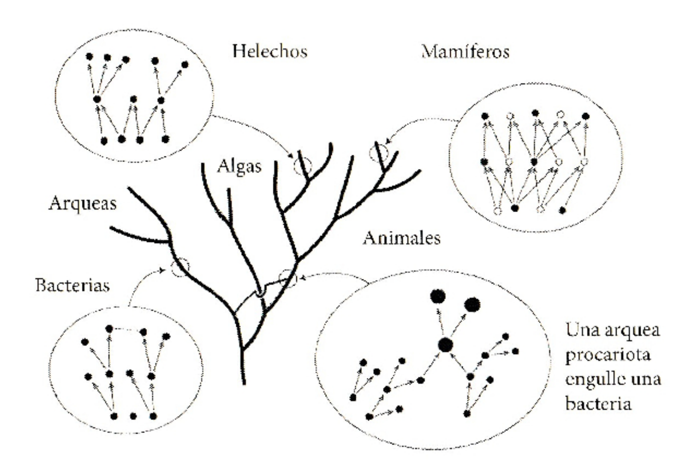


Figura 7.1. Al acercar la mirada a distintos lugares del árbol de la vida, nos encontramos con distintas relaciones de bajo nivel.

De manera que en distintos lugares del «árbol» de la vida (de repente estoy usando temerosamente las comillas) encontramos, al mirar de cerca, diferentes relaciones al nivel de los organismos, lo que tiene consecuencias sobre el tipo de figura que podemos

afirmar que existe al alejar la mirada. En la parte inferior izquierda de la Figura 7.1 represento las bacterias con ramificaciones arbóreas al nivel de los organismos y alguna ocasión en la que se produce transferencia genética lateral (la línea de puntos). Se trazan líneas continuas para los linajes procariotas vistos desde lejos, aunque esto no sea universalmente aceptado. Al contemplar de cerca la parte inferior derecha, vemos el acontecimiento simbiótico que dio lugar a las mitocondrias, un cruce de enlaces en el árbol. Estas partes del diagrama muestran desde cerca el nivel de los «organismos», contando como organismos tanto a las bacterias como a los mamíferos. Pero los mamíferos son, por supuesto, conjuntos de células. Podríamos aproximarnos hasta el final, hasta que viésemos un árbol de células, y no faltan biólogos que piensan que el árbol de las células es *el* árbol de la vida. También es posible construir árboles para genes individuales.

Dada la cantidad de excepciones que se conocen, algunos biólogos piensan que llevamos demasiado tiempo aferrados a la metáfora del «árbol» y que deberíamos comenzar a hablar de la «red» de la vida. Esto no afecta a la idea de que una representación total de las relaciones progenitor-descendencia entre individuos, como la que mostré al comienzo de esta sección, es un mapa de las características reales de la figura que muestra la vida en la Tierra. Sólo afecta a la apariencia del mapa. Puede que en el futuro se vea el «árbol de la vida» como una representación grosera que fue superada por algo mejor, algo que quizá tenga una forma más diversa o que muestre otra estructura teóricamente importante.

Terminaremos la sección conectando con lo visto sobre los debates acerca de las especies. Hemos encontrado que en posiciones distintas del árbol (o red) de la vida, no sólo hay organismos distintos, sino distintas *clases de clases*. Encontramos distintos modos en que los organismos se relacionan y se parecen entre sí (Dupré 2006). Estas diferencias son consecuencia del modo de reproducción, de las tendencias en el comportamiento, de la genética y de otras características parecidas de los organismos. En algunas partes del árbol encontramos conjuntos de organismos unidos por el sexo, conformando una comunidad reproductiva «similar a un tejido» que difiere claramente de otras comunidades reproductivas, al menos temporalmente. En otras partes del árbol

encontramos sexo, pero comunidades reproductivas menos cohesionadas. Éste es, especialmente, el caso de las plantas, en las que en muchos grupos hay ocasionalmente, y no tan ocasionalmente, hibridación. En otras partes del árbol el intercambio de genes es más raro y azaroso, de modo que hay que explicar de otra manera el agrupamiento de organismos en grupos reconocibles —en la medida en que podamos hacerlo—. Encontramos distintos modos por los que los seres vivos se unen en grupos u otras células como consecuencia de la biología de los organismos mismos.

Si éste es el aspecto del mundo biológico, ¿donde queda la idea de *especie*? Hay distintas maneras de usar este término con sentido, aunque todas ellas están de algún modo en desacuerdo con sus significados y asociaciones previas. Es posible usar el término de un modo amplio, para referirnos a distintas clases de clases. En ese caso, «especie» se referirá a diferentes tipos de unidades en distintas partes del árbol, aunque seguiría teniendo sentido hacerse preguntas como ésta: ¿cómo se relacionan los patrones de diversidad en las especies microbianas con los que se dan en las especies animales? Otra posibilidad consiste en tratar la *especie* como una clase de clase y un resultado evolutivo con una historia vinculada a la historia del sexo. No tiene sentido intentar legislar cómo ha de usarse una palabra. Un término como el de «especie» que ha estado rodeado por una historia tan larga de debates y usos diversos recorrerá su propio camino evolutivo no dirigido.

LECTURAS ADICIONALES

Sobre la clasificación y las clases, Dupré (1993, 2006), Hull (1988), Boyd (1999); sobre las especies, De Queiroz (1999), Wilson (1999), Coyne y Orr (2004); sobre el esencialismo, Wilson *et al.* (2007); sobre el árbol de la vida, Dawkins (2004), Doolittle y Bapteste (2007), Franklin-Hall (2010), Velasco (2012).

8. LA EVOLUCIÓN Y EL COMPORTAMIENTO SOCIAL

Este capítulo trata de la conducta social y, más concretamente, de la cooperación, el altruismo y otros fenómenos cercanos. Conductas que son de gran importancia para la vida humana y plantean problemas a la explicación evolucionista en general. Si la evolución es competición por la reproducción, ¿cómo es posible que se haya desarrollado en los organismos la tendencia a renunciar a recursos o a hacer sacrificios por los demás?

Según han ido desarrollándose distintas teorías ha quedado claro que estas conductas cumplen una variedad de funciones: en primer lugar son aspectos de la vida social de los animales que muestran conductas complejas como las nuestras; en segundo lugar son rasgos de las interacciones *dentro* de los organismos —entre células o entre genes, por ejemplo— y también de las asociaciones simbióticas que desdibujan los límites de los organismos. La evolución de la cooperación se ha vuelto una parte integral de nuestra comprensión del funcionamiento y los orígenes de los seres vivos.

8.1. Cooperación y altruismo

Esta sección hace un recorrido por las distintas explicaciones evolutivas de la cooperación y el altruismo. Se centra en las *conductas* que tienen efectos positivos sobre la aptitud de otros organismos; los motivos psicológicos detrás de esos comportamientos son aquí irrelevantes, dado que los modelos básicos útiles deben servir también para comprender lo que ocurre con entidades que no tienen psicología en absoluto. La psicología se volverá a poner sobre la mesa en la siguiente sección.

Las terminologías que se usan para referirse a esta área son variables. Hablaré en general de *cooperación* cuando dos o más agentes estén involucrados en una interacción que implique algún tipo de ayuda, incluyendo quizá sacrificios inmediatos, pero de la

que todos los implicados tienden a beneficiarse, de inmediato o a largo plazo. Estos casos también pueden describirse como *mutualismo* —mutualismo porque la interacción beneficia a ambos lados—. El problema evolutivo aquí consiste en explicar cómo se pueden establecer estos arreglos, ya que a menudo se darán oportunidades de aceptar los beneficios al tiempo que se evita la propia contribución. Pueden también requerir de una sutil coordinación de los comportamientos de cada lado. En el caso de las acciones *altruistas*, se ha desarrollado un patrón de comportamiento mediante el que algunos individuos *sacrifican aptitud*, pagan un coste neto, en un sentido evolutivo relevante, de un modo que puede medirse sobre la totalidad de su tiempo vital. Aquí el problema consiste en explicar cómo pudo sobrevivir una conducta así. Sin embargo, no siempre queda claro dónde se encuentra el límite entre los dos y, a veces, usaré términos que se han hecho habituales en debates específicos aunque no se ajusten a las distinciones que acabo de hacer. También se usará «prosocial» como un término genérico para referirnos a conductas de esta clase.

Durante el siglo XX, se dieron intensos debates sobre tres mecanismos para explicar la evolución del comportamiento prosocial: *selección de grupo, selección de parentesco* y *reciprocidad*. Según las hipótesis basadas en la selección de grupo, el altruismo y otros comportamientos similares pueden sobrevivir por los beneficios que aportan a nivel grupal. Supongamos que una población se divide en grupos, algunos de los cuales contienen numerosos altruistas que se ayudan entre sí, mientras que otros contienen sobre todo individuos egoístas que no lo hacen. Los grupos que contengan muchos altruistas pueden ser más productivos y resistentes a la extinción que los otros. Darwin, en *El origen del hombre* (1871) pensó que el carácter moral de las tribus humanas puede resultar favorecido por la selección que actúan de este modo sobre los grupos.

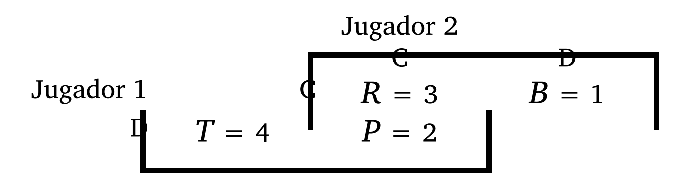
Durante algunos años, a mediados del siglo XX, se abusó de este tipo de explicación (Williams 1966). Fue resultado de la aceptación, en distintas áreas de la biología, de una visión fundamentalmente armónica de la naturaleza. Sin embargo, los grupos armónicos se enfrentan a problemas de *subversión*. Si apareciese un mutante

egoísta, que aceptase los beneficios sin pagar ninguno de los costes, le iría bien. Al propagarse el tipo egoísta podrían darse efectos negativos en el grupo, aunque no evitara su extensión. Si un grupo *permanece* altruista, quizá sobreviva y dé lugar a nuevos grupos, mientras que los grupos egoístas se extinguirían. Pero es probable que se trate de un proceso lento, mientras que la subversión de los grupos desde su interior parece probable que se dé con velocidad. Desde que se reconoció este problema, algunos han abandonado la idea de selección de grupo al tiempo que otros la han refinado (Sober y Wilson 1998).

En la década de 1960 William Hamilton (1964, 1975) desarrolló una segunda forma de explicar el altruismo, entendiendo estos fenómenos en términos de «eficacia inclusiva» o «selección de parentesco». Un organismo puede ser altruista como individuo, y aun así comportarse de un modo que beneficie a los genes que porta si su generosidad se dirige a sus parientes biológicos —individuos que probablemente porten sus mismos genes, incluido el gen mismo por el que se comporta de un modo altruista—. Un tercer enfoque se basa en la *reciprocidad* (Trivers 1971). Un organismo puede obtener beneficios a largo plazo haciendo sacrificios a corto plazo, en la medida en que sea probable que esos favores sean devueltos. Este tercer marco no se vale de la idea de los beneficios grupales y no requiere que los individuos que interactúan estén emparentados —podrían incluso pertenecer a especies distintas—.

La *teoría evolutiva de juegos* ha resultado de gran importancia en la modelización de este tipo de problemas (véase también la sección § 2.3), siendo especialmente adecuada para la reciprocidad aunque también para usos más generales. El *dilema del prisionero* es el modelo central para el problema de la cooperación. La situación original que describe no se ajusta con naturalidad a los contextos biológicos, pero es imprescindible presentarla. La policía te interroga por separado a ti y a un compañero de tu banda. Si delatas a tu cómplice, pero él no te delata a ti, tú quedarás en libertad y a él le caerá una larga condena. Si ninguno de los dos informa, habrá una corta condena para cada uno de los dos. Si él delata, pero tú no, tú eres el que obtiene una larga condena. Si ambos delatáis, los dos recibiréis una condena corta, pero más larga que la que habría sido si ninguno de los dos hubiese hablado.

Tomas tu decisión sabiendo que tu cómplice se enfrenta simultáneamente a las mismas opciones que tú, y ninguno de los dos puede influir en el otro. Se trata de un juego simétrico de dos jugadores. En la matriz que reproducimos a continuación, los pagos son los que obtiene el jugador de la fila, el «Jugador 1», dependiendo de lo que haga el otro jugador. «C» significa cooperación y «D» deserción(61), entendiéndose que se coopera con el otro jugador, no con la policía.



Tenemos un dilema del prisionero en la medida en que
$T > R > P > S$
. La *T*entación de explotar al que coopera con nosotros es mayor que la *R*ecompensa por cooperar, que es mejor que la *P*ena que se sufre en la deserción mutua que, a su vez, es mejor que ser un *B*obo explotado por su compañero. He dado un ejemplo numérico que se adecúa a estos criterios. (Con frecuencia también se requiere que
$2R > T + S$
. Ignoremos el hecho de que en la situación original los resultados eran castigos en lugar de beneficios; todo lo que importa son las relaciones entre los números).

Si lo planteamos como una decisión racional y presuponemos el interés propio, lo mejor que se puede hacer es desertar. Si el otro jugador coopera, tu mejor jugada es D. Si deserta, tu mejor jugada sigue siendo D. La deserción *domina de un modo estricto* sobre la cooperación: haga lo que haga el otro, es mejor. Pero el otro jugador pensará del mismo modo. Así que los dos desertaréis y estaréis peor que si, de algún modo, hubieseis conseguido cooperar.

Pero ¿y si los dos jugadores tendieran a *repetir* el juego? El *dilema del prisionero iterado* consiste en una serie de interacciones del prisionero. Cada jugador puede modificar su comportamiento en función de lo que haya ocurrido en los intentos anteriores. Si no está claro por cuánto tiempo se va a iterar el juego, no es obvio qué

elecciones son racionales. Este problema fue el asunto central de una serie de «torneos» entre programas de ordenador organizados por Robert Axelrod (1984). Se trataba de dilucidar qué estrategias funcionarían en una situación de competencia cuasi evolutiva. La estrategia que, en general, tuvo más éxito era muy simple: «Ojo por ojo»
(OPO(62),
enviada al torneo por Anatol Rapoport) consiste en cooperar al primer intento(63) en la interacción con cualquier compañero y, a partir de ese momento, hacer en los intentos subsiguientes lo mismo que el otro jugador haya hecho en el intento anterior. OPO es, al comienzo, cooperativa, rápida al tomar represalias y rápida también en olvidar. Tuvo mayor éxito en los torneos de Axelrod que estrategias mucho más complejas, no porque ganara cada uno de los enfrentamientos cara a cara —*nunca* lo hace— sino porque, de media, proporcionaba mejores resultados.

El éxito de OPO llevó a Axelrod y Hamilton (1981) a sugerir una explicación de cómo habría podido desarrollarse la cooperación. Imaginemos una situación inicial en la que una población se compone sólo de individuos que, pase lo que pase, desertan. Ésta es la estrategia «TODOD». OPO no puede establecerse en un entorno así a no ser que los primeros pocos que la practiquen interactúen casi exclusivamente entre ellos. TODOD es *estable evolutivamente* frente a OPO: en la medida en que los individuos se encuentren unos con otros por azar, no es posible invadir un grupo en el que TODOD sea la estrategia común[47]. Pero si OPO consigue afianzarse y las interacciones entre cada par se repiten por el tiempo suficiente, finalmente se alcanzará una masa crítica de jugadores OPO, a partir de la cual OPO obtiene mejores resultados que TODOD incluso si todos los encuentros en la población se producen al azar. Entonces OPO se apodera de la población y puede resistir la invasión de TODOD y otras estrategias explotadoras.

Trabajos posteriores han mostrado que OPO no es una solución tan mágica como prometía, aunque una parte importante de lo que defendió Axelrod ha permanecido intacta. Al hacer simulaciones por ordenador con distintos conjuntos de individuos que van formando parejas aleatoriamente, juegan dilemas del prisionero iterados y se reproducen según las recompensas obtenidas, dando

lugar a más individuos de su misma clase, surge algún grado de cooperación de un modo suficientemente estable, sobre todo si en el grupo inicial había algo parecido al OPO (Binmore 1998, Nowak 2006a, Kuhn 2009).

Resulta tentador tomar estos resultados como definitivos no sólo en el contexto evolutivo sino también en el ético. Axelrod creía que el éxito de OPO mostraba un mensaje moral: el mantenimiento de un buen orden social exige que la gente tome represalias. «Poner la otra mejilla» socava la cooperación al hacer factible la explotación. Se ve claramente a qué se refería. Pero cuando pienso en OPO recuerdo una escena de la película clásica de gangsters *El Padrino* (1972). Michael Corleone ha abandonado Estados Unidos y se ha escondido en Sicilia. Cuando le enseñan el pueblo no ve hombres, sólo mujeres en las calles. Al preguntar «¿dónde están todos los hombres?», le contestan «murieron en las *vendettas*».

El debate acerca de la importancia relativa de la selección de parentesco, la selección de grupo y la reciprocidad, ha sido muy intenso. Cada uno de los mecanismos que acabamos de ver presupone distintas cosas: las hipótesis que apuntan a una selección de parentesco suponen que hay genes específicos responsables del altruismo y que son transmitidos por parientes de los individuos que hacen los sacrificios; la reciprocidad no. Algunos modelos de selección de grupo presuponen un «gen altruista» (o algún fundamento genético más complejo) y algunos se valen, en lugar de ello, de la transmisión cultural de comportamientos. Pero a lo largo de los últimos años se ha ido produciendo una unificación teórica de estas ideas. La principal idea unificadora fue expresada por Hamilton en 1975, aunque tuvo que pasar un tiempo hasta que el mensaje quedara perfectamente claro.

Se comienza con un modelo de *toda* conducta en el que las acciones de una entidad afecten a otra. Supongamos dos tipos, uno (A) que realiza una acción que afecta a otros y otro (B) que no lo hace. Los individuos pueden interactuar en pares o en grupos más grandes o redes. La acción llevada a cabo por el tipo A tiene un efecto directo sobre la eficacia adaptativa del actor y sobre la de todo aquél con el que A interactúe. Ambos pueden ser positivos o negativos. Cuando hay un beneficio directo en la ejecución de esa acción, no resulta especialmente complicado explicar por qué al

tipo *A* le va bien. Es más importante el caso en el que hay que explicar cómo puede desarrollarse evolutivamente una acción que es perjudicial para uno, pero beneficioso para otros.

En un caso así se necesita que la aptitud media sea más alta en los *A* que en los *B*. ¿Cómo puede ser posible algo así? La clave está en que los *A* no son sólo donantes sino también receptores y el resultado depende de quién esté interactuando con quién. Supongamos en primer lugar que las interacciones en la población son aleatorias —no es ni más ni menos probable que un *A* interactúe con otro *A* a que lo haga un *B*—. Entonces los beneficios de una acción se vuelven evolutivamente irrelevantes porque pueden afectar igualmente a cualquiera y lo único que importa es el efecto directo de la acción llevada a cabo por *A*. Si el efecto directo es un coste, el tipo *A* debe tener una aptitud media más baja. Pero supongamos que la población está estructurada de modo que los *A* tiendan a interactuar sobre todo con *A* y los *B* lo hagan con *B*. En ese caso, los beneficios de las acciones de los tipos *A* recaerán sobre todo sobre los *A*, aumentando la eficacia media de éstos. Se ofrece un tratamiento matemático de este asunto en el cuadro 8.1.

Los mecanismos estándar que permiten el desarrollo evolutivo del altruismo son medios que permiten que ocurra esta variedad de interacciones, medios para conseguir que los beneficios de una acción prosocial recaigan en aquellos que son ellos mismos prosociales. Actuar de modo altruista con los parientes es claramente un caso de una conducta así. También funciona hacer una división de la población en grupos que interactúan sobre todo internamente, aunque sólo si hay diferencias entre grupos en lo que se refiere al altruismo**(64)**. Para que haya variedad de tipos no es necesario que haya grupos, ya que una población puede formar una red en la que los individuos interactúen con sus vecinos sin que haya límites grupales. Si la distribución de los individuos en la red no es aleatoria, los beneficios del altruismo podrán alcanzar a otros altruistas.

Podemos establecer otra conexión si volvemos al dilema del prisionero iterado y observamos más de cerca el OPO. Supongamos una población con un número considerable de jugadores OPO y un número considerable de jugadores TODOD. Los jugadores se juntan

aleatoriamente e interactúan durante una cantidad razonablemente grande de intentos. En ese caso, aunque las *estrategias* se distribuyan aleatoriamente, la presencia de OPO genera una selección positiva**(65)** al nivel de las *conductas* (Michod y Sanderson 1985). Esto se debe al papel que desempeña la imitación en el OPO. Cuando OPO se encuentra con TODOD, el resultado es una larga cadena de D recíprocas, con una sola combinación
C-D
al comienzo de la secuencia. Cuando OPO se encuentra con OPO, el resultado es una larga cadena de
C-C
. Cuando TODOD se encuentra con TODOD, el resultado es una cadena de
D-D
. De modo que muy pocas conductas C se emparejan con conductas D; la mayor parte de conductas C se encuentran con otras conductas C, y las únicas excepciones son los primeros intentos en los que un OPO se encuentra con un TODOD.

Cuando OPO es poco frecuente y TODOD es habitual, el efecto es débil. Casi todas las acciones en una población son D y casi todo C se empareja con un D. Ha de haber algún tipo de asociación al nivel de las estrategias para que OPO se establezca en primer lugar, tal y como señalaron Axelrod y Hamilton. Pero una vez que consigue un punto de apoyo, OPO genera correlaciones al nivel de los comportamientos y puede prosperar incluso si los encuentros entre individuos se producen aleatoriamente.

La interacción correlacionada afecta a todo tipo de aspectos en el dominio de la elección racional y la evolución (Skyrms 1996)**(66)**. Supongamos que se juega un dilema del prisionero una sola vez en una población en la que se producen encuentros aleatorios. La deserción domina estrictamente sobre la cooperación; es mejor haga lo que haga el otro jugador. La deserción puede invadir una población cooperativa y una vez que se hace frecuente no puede ser invadida por el comportamiento contrario. Si la interacción está correlacionada, las cosas cambian. Si atendemos a la elección racional, la cooperación sigue estando estrictamente dominada, pero la cooperación puede invadir una población de desertores y una vez que se ha establecido puede resistir la invasión. (Esto se

sigue de lo argumentado en el cuadro 8.1). Cuando las interacciones están correlacionadas, incluso una estrategia estrictamente dominada puede desarrollarse evolutivamente.

Hasta ahora me he centrado en el dilema del prisionero, el juego más conocido en este campo, pero ahora toca introducir otro. Supongamos que intercambiamos los valores de T y R en la matriz que hemos visto previamente. El resultado es una versión de la *Caza del ciervo* (Skyrms 2004), un juego en el que R > T > P > B. Ahora el mejor modo de responder a un individuo cooperador es cooperar uno mismo. La mejor respuesta a un desertor sigue siendo desertar. No se da la tentación de explotar a un cooperador (de modo que «T» ya no es un buen símbolo para expresar el pago a un desertor que se encuentra con un cooperador). *Si* pudieses confiar en que el otro va a cooperar, tú también cooperarías. Ahora el problema no está en la posibilidad de explotar al otro; el problema está en ese *si*. No tiene sentido cooperar con un desertor y desertar sigue siendo, en general, una opción más segura para cualquier jugador; el peor resultado que puede obtener un desertor es mejor que el peor resultado de un cooperador.

Tal y como sugiere la denominación «caza del ciervo», la caza cooperativa representa una situación relevante desde este punto de vista. Dos agentes pueden cooperar para capturar una pieza de caza mayor, un ciervo, o ir cada uno a lo suyo y cazar liebres. Se pueden obtener grandes beneficios de la cooperación, pero hacen falta dos personas para bailar un tango. Ya que las interacciones sociales de esta clase son *mutualistas*, benefician a ambas partes, lo que hay que explicar no es la viabilidad de la generosidad o el sacrificio, sino cómo se consiguen estos modos de coordinación que dan lugar a sustanciales pagos.

Según han ido desarrollándose los modelos evolutivos de comportamiento social, también han ido aumentando sus aplicaciones. Las relaciones de cooperación delicadamente ajustadas son importantes para muchas «transiciones evolutivas» (Maynard Smith y Szathmáry 1995, que fue estudiado en § 5.2). Estas transiciones incluyen el desarrollo evolutivo de la célula eucariota a partir de células más simples, la aparición de organismos multicelulares a partir de organismos unicelulares y el desarrollo de

colonias cohesionadas y sociedades. En todos estos casos se juntaron unidades biológicas preexistentes que cooperaron y se integraron en nuevas unidades, en nuevos individuos. David Queller, en una reseña del libro de Maynard Smith y Szathmáry, distinguió dos formas en las que pueden darse estas transiciones (Queller 1997). El desarrollo de organismos pluricelulares a partir de organismos unicelulares es una transición *fraternal*, algo como una alianza entre hermanos. Cuando células producidas por la división de un organismo unicelular no se separan sino que permanecen fusionadas y comienzan a operar como una unidad, puede verse su cooperación como un caso extremo de selección de parentesco. Por el contrario, el desarrollo de la célula eucariota por la fusión simbiótica de varias células procariotas, fue una transición *igualitaria* porque implicaba que entidades con distintas capacidades se reunieran en beneficio mutuo. En este caso es más relevante la idea de reciprocidad. Rindiendo homenaje a un trabajo anterior de Hamilton, Queller tituló su reseña «Cooperadores desde que comenzó la vida».

CUADRO 8.1.
MODELIZANDO EL DESARROLLO EVOLUTIVO DEL COMPORTAMIENTO SOCIAL

Supongamos una población que contiene dos tipos de individuos, A y B. Cada individuo interactúa sólo con un número limitado de individuos, sus *vecinos*. Supongamos primero que cada individuo interactúa sólo con un vecino. Las relaciones entre las eficacias evolutivas o aptitudes de las diferentes clases de individuos en diferentes vecindarios pueden expresarse del siguiente modo:

(1) $$\alpha_i = z - c + bi$$
$$\beta_i = z + bi$$

Los símbolos α y β representan las aptitudes de individuos A y B respectivamente y el subíndice i se refiere a los vecinos de ese individuo, con

$i = 1$

para un vecino de A e

$i = 0$

para un vecino de *B*. De modo que α_i, la aptitud de un individuo *A* cuyo vecino es un *A* es

$z - c + b$

, e igualmente para los demás casos. En el lado derecho, *z* (que es positivo) es la aptitud «de partida», que es la misma para todos; *b* es el efecto de tener un vecino *A*; *c* es el efecto de ser uno mismo un *A*. Tanto *c* como *b* pueden ser tanto positivos como negativos, pero asumamos en primer lugar que ambos son positivos, de modo que el tipo *A* paga un *coste* directo y *b* es un beneficio. Supongamos que hay una gran población que se reproduce asexualmente en generaciones discretas (Cuadro 3.1) y que la descendencia es del mismo tipo que sus progenitores. La asignación de vecinos se realiza de nuevo en cada generación. Si *c* es mayor que *b*, el tipo *A* está condenado (dado que, de momento, estamos suponiendo que hay interacción con un solo vecino). Cuando *b* es mayor que *c*, el tipo *A* puede imponerse aunque pague un coste que *B* no esté pagando.

Supongamos que *p* es la frecuencia general del tipo *A* en la población en un momento dado y que

$(1 - p)$

es la frecuencia de *B*. Si los individuos interactúan aleatoriamente, la probabilidad de tener un vecino *A*, para ambos tipos, es sencillamente la frecuencia de *A* en la población, *p*. Entonces la aptitud *media* del tipo *A*, o W_A, es:

(2) $W_A = p(z - c + b) + (1 - p)(z - c) = z - c + pb$

Del mismo modo, $W_B = z + pb$ y ésta debe ser mayor que W_A. Pero podría ocurrir que la frecuencia de vecinos *A vivida* por el tipo *A*, o p_A, fuese distinta de la frecuencia de vecinos *A* vivida por *B*, o p_B. En ese caso, al calcular las aptitudes medias de los dos tipos, como en (2), se usaría p_A en lugar de *p*. De modo que tendríamos que

$W_A = z - c + p_A b$

y que

$W_B = z + p_B b$

. Ahora será posible que W_A sea mayor que W_B cuando

(3) $p_A - p_B > c/b$

En el lado izquierdo de esta expresión $p_A - p_B$ mide la tendencia del tipo *A* a vivir con más vecinos tipo *A* de los que tiene el tipo *B*. Esto es una medida de la interacción correlacionada o de la diversidad de tipos. Podría tener un valor constante o podría variar con *p*. En el lado derecho tenemos la relación entre el coste de ser un altruista y el beneficio de tener un vecino altruista. Si $p_A - p_B$ es cero tenemos interacciones aleatorias y el tipo *A* no puede imponerse. Cuando

$p_A - p_B$

es uno tenemos una diversidad total**(67)** (cada tipo interactúa sólo consigo mismo) y, dado que estamos suponiendo que *b* es mayor que *c, A* debe tener una aptitud mayor. Cuando el grado de correlación está entre cero y uno, el destino del altruismo depende de la relación exacta entre *c* y *b*. También es posible que

$p_A - p_B$

sea negativo, en cuyo caso puede resultar favorecido el comportamiento «malévolo», un comportamiento en el que *b* es negativo y *A* paga un coste por dañar a los demás. Si *b* es negativo, el requisito se convierte en:

$p_A - p_B < c/b$.

La fórmula (3) es similar a la «regla de Hamilton», que se desarrolló para describir interacciones entre parientes biológicos (Hamilton 1964, Queller 1985). La regla de Hamilton dice que el altruismo se Impondrá si

$rb > c$

, donde *r* es el grado de parentesco genético entre individuos y *b* y *c* son, como aquí, los beneficios y los costes asociados al altruismo. Hay muchas fórmulas en los modelos de evolución social que tienen la forma general de (3), relacionando los costes y los beneficios de un comportamiento social con los modos en que los beneficios (o los daños) que surgen de ese comportamiento se dirigen hacia ciertos individuos y se apartan

de otros.

Puede usarse este marco para representar algunos modelos de teoría de juegos: si z, b y c son positivos, y b es mayor que c, las relaciones en (1) producen un dilema del prisionero. Si hacemos
$z = 2$,
$b = 2$
y
$c = 1$,
el resultado es el dilema del prisionero que hemos estudiado aquí. (Hay otros dilemas del prisionero que no pueden representarse de este modo). Imaginemos una población que contenga cooperadores (A) y desertores (B) jugando a dilemas del prisionero de una sola vez usando los valores de pagos que acabamos de ver. La cooperación tiene una aptitud media más alta en la medida en que
$p_A - p_B > 1/2$.
El modelo también puede usarse con casos en los que los individuos tienen muchos vecinos que afectan a su aptitud —en la fórmula (1) la variable i puede tomar otros valores distintos de cero y uno—. Entonces surgen nuevas posibilidades. Podría ocurrir que cada vecino altruista adicional produjera un efecto cada vez menor —que el beneficio quede «saturado»— o podría pasar lo contrario, de modo que el altruismo necesitara alcanzar una masa crítica para ser efectivo. Para representar esto podemos sustituir (1) por

$$(4)\quad \alpha_i = z - c + bi^k, \quad \beta_i = z + bi^k$$

Cuando 0 < k < 1 hay un rendimiento marginal decreciente en el agregar altruistas a un vecindario; cuando
$k > 1$,
hay un rendimiento marginal creciente (Godfrey-Smith y Kerr 2009). Cuando
$0 < k < 1$
y hay un grado considerable de correlación
$(p_A - p_B)$,
pueden darse situaciones en las que cada tipo se vea favorecido,

pero esto es poco frecuente. Cuando
$k > 1$
cada tipo puede verse favorecido si es frecuente, de modo que el altruismo precise de una «masa crítica» para ser efectivo.

La *caza del ciervo* se introdujo al final de la sección 8.1. Este juego se considera habitualmente como un modelo de interacción mutualista de una sola vez, pero un dilema del prisionero iterado en el que las únicas opciones son OPO y TODOD puede representarse como una única caza del ciervo si se juega un número apropiado de veces (tres o más intentos para los pagos de Dilema del Prisionero que veíamos en el texto). Tanto la cooperación en la caza del ciervo de una sola vez como la estrategia OPO en un dilema del prisionero iterado (con un número apropiado de intentos) pueden verse favorecidos por encima de la deserción en una situación de interacción aleatoria si son estrategias suficientemente frecuentes, pero no si no lo son. En el caso del Dilema del Prisionero que hemos visto en el texto y jugado en tres intentos, la frecuencia umbral de OPO a partir de la cual se ve favorecida por encima de TODOD es de 1/2. Si el número de intentos es mayor, esta frecuencia umbral es más baja.

8.2. La cooperación en las sociedades humanas

Hay una tradición en economía, filosofía y otros campos que considera que los humanos están fundamentalmente interesados sólo por sí mismos. Pero, por supuesto, ayudar a los demás es un hecho empírico evidente, por lo que dicha tradición tiene que explicar cómo se produce. Todos los modelos que hemos estudiado en la sección anterior son relevantes, pero los detalles de la explicación se ven muy afectados por la cuestión de si el altruismo es una característica superficial o algo que está enraizado más profundamente en lo humano.

Nuestra visión de esta parte de la psicología humana ha resultado modificada por una serie de experimentos que han observado las conductas de la gente en situaciones típicas de teoría de juegos en las que una de las opciones es la conducta altruista. Uno de los ejemplos centrales es el del *juego del ultimátum* (Güth *et*

al. 1982). Se pone una suma de dinero a disposición de dos personas, de modo que una de las personas, el «oferente», propone una forma de repartirse el dinero, y la otra, el «respondedor» sólo puede aceptar o rechazar la propuesta. Si se acepta el reparto, cada uno se lleva su parte; si se rechaza, ninguno se lleva nada.

Desde el punto de vista de la elección racional y suponiendo la búsqueda del interés propio, el oferente debería ofrecer una cantidad mínima y el recibidor debería aceptar cualquier cantidad que le ofrezcan sin importarle lo pequeña que sea Pero en situaciones experimentales los oferentes tienden a ser generosos, ofreciendo de un tercio a la mitad del dinero, y si son menos generosos, los respondedores a menudo rechazan la oferta, esto sucede también en situaciones en las que se juega una sola vez en condiciones de anonimato y en las que no es posible que la reciprocidad se desarrolle con el tiempo. El experimento ha sido repetido con numerosas variantes y en multitud de sociedades distintas (Henrich *et al.* 2004, Bowles y Gintis 2011).

Podría parecer que las personas que participan en estos experimentos actúan irracionalmente o confunden este juego con otro. La idea de que la gente no comprende la situación ha sido examinada repetidamente y pensar que estas conductas son «irracionales» incurre en una petición de principio. Los comportamientos son irracionales si lo único que quiere la gente es su beneficio material, aunque existe también la posibilidad de que la gente tenga *preferencias sociales*, preferencias relacionadas con lo que les pasa a los demás. Reducirán su recompensa para ayudar a los demás, como también lo harán para castigar a otros por actuar de modo contrario a lo que demanda la justicia y la prestación de ayuda. La teoría de la elección racional no impone restricción alguna sobre las preferencias que cada uno pueda tener; sólo lo hace con el modo en que nuestras distintas preferencias, junto con nuestras creencias y acciones, se relacionan entre sí. No hay nada que impida que un individuo racional tenga preferencias sobre el bienestar de los demás. (No es verdad que porque sean *tus* preferencias las que persigues estés comportándote de un modo interesado al perseguirlas. El interés propio tiene que ver con el *contenido* de esas preferencias). Un hecho empírico sobre los seres humanos que se constata en una gran diversidad de culturas es que

las personas en general valoran su propio bienestar, como también valoran ayudar o dañar a los demás.

He señalado que la teoría de la elección racional no limita el contenido de nuestras preferencias, pero podría parecer que la teoría evolutiva sí lo hace. Las personas que tiendan a entregar recursos a otras perderán en la competición evolutiva frente a las que no, a no ser que haya un mecanismo que transfiera los beneficios a otros individuos prosociales. Ya hemos visto en este capítulo que esto puede suceder de distintas maneras. Pero el tipo de prosocialidad más evidente en humanos apunta hacia ciertas explicaciones y nos aleja de otras. Los humanos no son sólo prosociales con sus parientes, y —aunque hay controversia acerca del alcance de estos comportamientos— son prosociales en situaciones en las que está claro que su generosidad no va a obtener una respuesta recíproca. Por estas razones, ciertas investigaciones en esta área han defendido la importancia de la competencia a nivel *grupal* para explicar la sociabilidad humana.

Describiré una de estas concepciones. El Pleistoceno es el periodo de unos 2,5 millones de años inmediatamente anterior al desarrollo de la agricultura y los asentamientos humanos hace unos 12 000 años. La especie *Homo sapiens* se desarrolló evolutivamente en este periodo, hace alrededor de unos 200 000 años (aunque aquí vuelven a aparecer ciertos problemas, que ya han sido discutidos en el capítulo anterior, relacionados con el reconocimiento de las transiciones entre especies en el tiempo). Probablemente los humanos vivieron en pequeñas comunidades muy igualitarias durante el Pleistoceno (o, más bien, eran igualitarias dentro de cada sexo, pues las relaciones entre sexos probablemente fueron un asunto muy distinto). Estas comunidades competían entre sí, tanto directamente en la guerra, como menos directamente en sus intentos por obtener los recursos que ofrecía un entorno difícil. Las sociedades que tenían una buena cohesión social, hábitos de ayuda mutua y normas que rechazaban la explotación, eran efectivos al competir y sobrevivían, mientras que otros no lo eran tanto. En estas sociedades, la cohesión se debía a una combinación de rasgos con distintos orígenes. Entre ellos había

características psicológicas como las emociones sociales de vergüenza y orgullo, que se desarrollaron por selección natural, además de otros hábitos e instituciones transmitidos culturalmente. La configuración psicológica que surgió de este periodo mostraba fuertes preferencias sociales, reforzadas por emociones y la tendencia a interiorizar las normas locales sobre qué conductas se consideraban apropiadas.

La concepción que acabo de esbozar se la debemos especialmente a Bowles y Gintis (2011) y perspectivas complementarias desarrolladas por Boyd y Richardson (2005) y otros. Este modo de ver las cosas resulta controvertido y tiene multitud de alternativas rivales. Una de ellas consiste en defender que la cooperación mutualista fue un factor más importante en las primeras sociedades humanas de lo que Bowles y Gintis suponen (Tomasello 2009 y el próximo libro de Sterelny). Quizá muchas situaciones tienen la forma bruta de una caza del ciervo, siendo pequeña la tentación de explotar a los cooperadores y siendo el problema principal el de cómo conseguir coordinarse. Si esto es así, no es necesario que en una fase tan temprana la competencia a nivel de grupo cumpla un papel especial. Quizá la competencia entre grupos y los patrones de comportamiento basados en hacer sacrificios para beneficiar al grupo llegaron más tarde, cuando las sociedades fueron acercándose a la agricultura y alejándose de las sencillas estructuras sociales del Pleistoceno.

Estos debates sobre los grupos humanos vuelven a conectarnos con cuestiones acerca de los niveles de selección y los individuos darwinianos. En algunas situaciones, como las guerras, tendría todo el sentido considerar que los grupos son las unidades en competencia. Aunque la relación que mantenga esta competencia con los procesos evolutivos no quede tan clara. Los grupos pueden *afectar* a la evolución por ser parte del contexto social de los individuos sin tener que ser ellos mismos *unidades de selección*. En capítulos anteriores, al dar cuenta de la selección natural y los niveles en los que opera, he puesto el énfasis en la reproducción. Cuando hacemos hipótesis sobre la competición grupal en la evolución humana, normalmente prestamos atención a la supervivencia y el crecimiento: algunos grupos florecen y otros perecen. Puede darse la reproducción en grupos humanos cuando

un grupo se escinde o cuando envía parte de sus miembros a colonizar otro lugar, pero la reproducción no suele considerarse tan importante como en la evolución biológica ordinaria [48] .

También he destacado en capítulos anteriores el papel de la reproducción en las *explicaciones del origen*, en explicaciones sobre cómo llegan a existir nuevos rasgos y nuevas clases de vida. Las cuestiones acerca del origen son menos acuciantes al explicar la evolución humana que al tratar con casos biológicos estándar, como el desarrollo evolutivo del ojo. Una vez que los humanos ganan inteligencia pueden inventar todo tipo de nuevos comportamientos; lo que de verdad resulta problemático es explicar cómo se mantiene la prosocialidad. Explicar el mantenimiento de la conducta prosocial puede exigir combinaciones muy sutiles de diversos mecanismos. En algunas situaciones planteadas por la teoría de juegos pueden producirse distintos resultados que den lugar a equilibrios estables, aunque algunos de estos equilibrios resultan mejores sitios en los que estar que otros. Cuando una variedad de grupos humanos se enfrenta al mismo tipo de situación, unos pueden acabar en un equilibrio mientras que otros acaban en otro. En el dilema del prisionero iterado y en la caza del ciervo, tanto los comportamientos cooperativos como los no cooperativos pueden ser estables en grupos que interactúan aleatoriamente, frente a la invasión del resto de estrategias. Supongamos que en una situación de dilema del prisionero iterado un grupo alcanza un equilibrio TODOD y otro un equilibrio
OPO [49] .
Cada resultado es internamente estable, aunque el grupo más prosocial pueda ser más resistente a las amenazas externas y más efectivo en la competencia intergrupal. Aquí la explicación del mantenimiento de los rasgos es sutil e implica procesos en distintos niveles, aunque sea fácil que se dé el rasgo en primer lugar. Que se desarrolle un ojo con una lente es otro asunto; es difícil de inventar, pero no tanto de mantener.

Otro asunto que ha venido apareciendo en los trabajos recientes en esta área (que se pregunta si los grupos han de considerarse unidades de selección o no) es la importancia del *aprendizaje social*, del aprendizaje que se vale de la observación del comportamiento de otros y, en algunos casos, de la imitación y la

enseñanza. No sólo permite a los individuos hacerse con trucos útiles, sino que permite la transmisión de ideas y habilidades por medios no genéticos a través de las distintas generaciones (Tomasello 1999, Sterelny 2012). Como se vio en el capítulo 4, cambios en el comportamiento no debidos a la mutación genética pueden afectar a la evolución genética. Estos cambios en el comportamiento pueden afectar al entorno físico, y conducir a nuevas presiones selectivas, como también pueden crear nuevos requisitos para que un comportamiento sea efectivo en un entorno social —esto es, en cierto sentido, un cambio de entorno, ya que cada individuo es parte del entorno de los demás—. El aprendizaje social constituye una ruta especialmente potente mediante la que los cambios de conducta pueden tener estos efectos, ya que permite la proliferación y la persistencia de ciertas habilidades durante largos periodos de tiempo. Un buen ejemplo es cocinar. Cocinar es una actividad que probablemente antecede al *Homo sapiens*, quizá se remonta a hace más de un millón de años (Wrangham 2010). Fue inventada (posiblemente en distintas ocasiones) y transmitida culturalmente por una combinación de observación, imitación y enseñanza. Una vez establecido, cocinar afecta a la evolución genética en tanto nuestras dietas cambian muchísimo. Probablemente afectó a la evolución de nuestro aparato digestivo y también a nuestros sentidos del gusto y el olfato, ya que la comida cocinada está más protegida de bacterias y otros contaminantes que la comida cruda. Otras características distintivas del comportamiento humano, incluido el lenguaje, probablemente surgieron mediante interacciones continuadas entre cambio genético y cambio cultural [50].

Entre las fases posteriores de estas historias de la evolución humana está el desarrollo de la agricultura, que se produjo hace unos 12 000 años y llevó a un enorme crecimiento de la población y la complejidad social. El periodo de la evolución humana temprana situado en el Pleistoceno les parece a algunos un interludio igualitario entre los mundos sociales intensamente jerárquicos de los primates no humanos y la vuelta a la jerarquía con la aparición de los asentamientos y la agricultura. Finalmente vemos la

aparición de sociedades modernas como la nuestra. Las explicaciones estándar de las disposiciones económicas implicadas de esto último destacan el interés propio y la «mano invisible» del mercado, situación en la que hacemos intercambios en beneficio mutuo (Smith 1776). Bowles y Gintis, en cuyas ideas acerca de la biología me he basado en este capítulo aunque proceden de la economía, piensan que esta imagen estándar no es precisa. Dada la complejidad de la vida social moderna, la mayoría de los contratos no podrían hacerse cumplir y la mano invisible no es lo que hace que las cosas funcionen. Más bien le debemos mucho a la prosocialidad básica de los humanos, al hecho de habernos desarrollado evolutivamente de modo que nos interesan los demás y a que internalizamos normas de justicia que desempeñan un fuerte papel motivador.

8.3. Evolución cultural

La evolución del comportamiento humano muestra que la copia, la imitación y otras formas de aprendizaje social han desempeñado un papel importante. Cuando conductas e ideas se difunden por medio de la copia, surge la posibilidad de una dinámica evolutiva en el repertorio de ideas y conductas. Una versión fuerte de esta concepción, defendida por Dawkins (1976), Dennett (1995) y otros, sostiene que el cambio cultural consiste en el desarrollo evolutivo del dominio de los *memes*, o replicadores culturales. Las ideas, las conductas y los artefactos compiten en un entorno formado por cerebros humanos y vida social. ¿Cómo se relaciona esta concepción con las ideas que acabamos de ver?

Los requisitos que han de darse para que haya evolución por selección natural son abstractos. Toda entidad que se reproduzca puede evolucionar siguiendo este proceso. No es necesario que la reproducción conlleve la copia fiel o replicación, siempre y cuando haya *herencia* —la tendencia a parecerse entre descendientes y progenitores (§ 3.1)—. La replicación fiel es sólo un caso especial. En al menos algunas situaciones es posible que cosas como ideas o conductas sean unidades de selección en este sentido —individuos darwinianos—. Para ello lo que hace falta es que una idea, u otro elemento cultural, se derive de un pequeño número de otros, su

progenitor o progenitores, y que exista similitud entre las distintas generaciones. Es difícil determinar exactamente qué implica la relación que desempeñaría aquí la función de «reproducción(68)», pero podemos ver por medio de ejemplos que algo así puede ocurrir. Supongamos que en una cultura marítima cada barca nueva se hace eligiendo una ya existente y copiándola. En ese caso, cada barca tendrá una única barca progenitora. Habría tanto «fertilidad diferencial» como «mortalidad diferencial» de barcas. Si una barca se hunde, ya no puede copiarse y podría ocurrir que aquellas barcas que resulten estables o se naveguen con sencillez sean más copiadas que las que no lo son[51]. De vez en cuando se van introduciendo pequeñas variaciones accidentalmente y el cambio puede implicar la acumulación de mejoras sutiles. Si lo que se copia son ideas en vez de artefactos, el proceso no queda tan claro. Es habitual tratar las ideas como si fuesen objetos definidos cuando se escribe sobre este asunto. Probablemente hay bastante idealización al hacerlo, pero quizá sea un modo razonable de considerar algunos casos y parece que, al menos, puede haber una versión aproximada de relaciones progenitor-descendiente entre una idea en una persona y una idea en otra. Pero si las personas son demasiado listas o demasiado flexibles en su modo de reaccionar ante las ideas de los que los rodean, las relaciones progenitor-descendiente se pierden (Sperber 1996, 2000). Cuando las personas toman en consideración demasiadas fuentes de información y procesan lo que encuentran inteligentemente, cada nueva creencia o artefacto es *influido* por muchos precursores sin que se pueda fijar la *descendencia* de ninguna de estas influencias. También hay formas de aprendizaje social que no generan relaciones progenitor-descendencia incluso en sus versiones más simples. Un ejemplo es el conformismo, copiar cualquier cosa que rodee al individuo y que lo haga con determinada frecuencia (Richerson y Boyd 2005). Quizá las ideas y los comportamientos son adquiridos en las sociedades humanas mediante una siempre cambiante combinación de copiar lo que localmente resulta exitoso, copiar cualquier cosa que sea frecuente, obedecer a figuras de autoridad y de la inventiva personal. Como señalé en la sección 3.4, los procesos en los que hay variación, recurrencia y cambio pueden ser más o menos similares a la evolución biológica. Cuando lo que más influye en una cultura es la

copia de lo que funciona, el patrón de cambio se desplaza hacia lo darwinista. Cuando operan con más fuerza otros hábitos y factores, el patrón es menos darwinista.

Un modo de alejarse de estos patrones darwinistas viene dado por el papel que cumplen las figuras de autoridad, que pueden imponer ideas a otros sin tener en cuenta las consecuencias. De este modo, una sociedad puede ser un sistema más *organizado*, uno en el que sean muy importantes los detalles de las relaciones entre las partes, a diferencia de lo que ocurre en un sistema más agregado (§ 2.2). Los sistemas altamente organizados pueden experimentar cambios adaptativos de maneras diversas a la evolución de las poblaciones. En una población biológica la adaptación se da por la proliferación de variantes exitosas y esto ocurre porque los individuos exitosos hacen más individuos que tienden a compartir los mismos rasgos. Por el contrario, aunque en el aprendizaje individual puede producirse la adaptación, al retenerse y refinarse variantes útiles, ésta no se debe en general a que estas variantes produzcan más versiones de sí mismas. En lugar de ello, el sistema como un todo es suficientemente inteligente como para seguirle la pista al éxito, conservando las buenas ideas y reproduciendo aquellos comportamientos que funcionan (§ 3.4). En la medida en que el cambio cultural implica variación y selección —un asunto controvertido— a menudo parece estar entre estos polos, habiendo en algunas situaciones una evolución localizada que se vale de la copia y, en otras, patrones más organizados de cambio.

Si atendemos de nuevo a la figura 3.1 que vimos en el tercer capítulo, será interesante preguntarnos cómo pueden compararse el cambio cultural y la evolución biológica. En ambos casos uno puede mirar de cerca o de lejos, encontrando distintas relaciones visibles en distintas escalas. En biología, el cambio a gran escala ocurre por agregación de muchos nacimientos, vidas y muertes localizadas, y un patrón regular de reproducción a un nivel más bajo. En la cultura, algunas influencias de bajo nivel son locales en extensión, mientras que otras llegan más lejos y los patrones por los que la conducta de una persona puede afectar a otra pueden cambiar rápidamente. Si observamos con aún más distancia la clase de patrón representado en la figura 7.1, vemos que algunos procesos culturales en la historia humana forman un patrón arbóreo, con una

constante divergencia de linajes, mientras que otros muestran otros patrones de conexión [52].

8.4. El pensamiento poblacional y la naturaleza humana

Esta sección final vincula el presente capítulo con el anterior. El capítulo 7 trata de las especies y las clases. Una especie particularmente interesante es la nuestra y esto nos conduce a preguntas acerca de la *naturaleza humana*.

La idea de naturaleza humana es un punto de contacto entre la investigación científica de nuestra especie y una multitud de proyectos teóricos fuera de la biología. ¿Cómo se relaciona con esta idea la perspectiva evolutiva? Una posibilidad es que una orientación evolutiva en psicología nos diga qué es la naturaleza humana y por qué es así (Pinker 2002). En el otro extremo está lo que sostiene el biólogo Michael Ghiselin: «¿Qué nos enseña la evolución acerca de la naturaleza humana? Nos dice que la naturaleza humana es una superstición» (1997, p. I).

Este desacuerdo en parte tiene que ver con la fortaleza —o debilidad— de nuestra visión acerca de qué tipo de cosa se supone que es la naturaleza humana. Desde una concepción más fuerte y tradicional, la naturaleza humana es una combinación de propiedades que se da *universalmente* en los humanos y es *característica* de ellos. Entre ellas hay características de nuestro pensamiento, nuestra conducta y nuestra forma física. Estas características observables son manifestaciones de un conjunto de propiedades internas también compartidas por todos los seres humanos. (Quizá algunos humanos gravemente discapacitados carezcan de algunas de estas propiedades, pero están presentes en todos los humanos «normales»). A primera vista la naturaleza humana es estable en el tiempo y es difícil interferir en ella. Los hechos acerca de la naturaleza humana son relevantes desde un punto de vista moral, ya que al menos nos señalan qué puede cambiarse con facilidad y porque quizá determinen qué es natural en nosotros, en el sentido de qué sea propio o apropiado. Esto es lo que gente como Ghiselin o David Hull (1986) piensa que es un mito.

Pero ¿cuánto de mito hay aquí? El *Homo sapiens* es una especie

fácilmente reconocible y una vez que se sabe que alguien es humano, se pueden hacer predicciones sobre él o ella. Estas características observables son causadas en gran medida por el perfil genético común entre humanos. Si queremos saber por qué los humanos no son como chimpancés o como esturiones, el ADN no es la única respuesta, pero sí la que marca la diferencia (§ 6.2). Si viniesen marcianos a nuestro planeta y necesitasen una *guía de campo* sobre los animales terrestres, podría haber una entrada útil sobre nuestra especie —bípedos, con relativamente poco pelo, sociables, parlantes[53]—. Los marcianos nos reconocerían por nuestro aspecto y por lo que hacemos. En este sentido seguramente no hay nada mítico en la naturaleza humana.

Para ordenar estos asuntos me valdré de la distinción, tomada de la obra de Ernst Mayr, entre el *pensamiento tipológico* y el *pensamiento poblacional* (1959)[54]. El pensamiento tipológico considera que las variaciones dentro de una especie son imperfecciones producidas al implementar en el mundo un tipo «ideal». Mayr consideraba que podemos encontrar esta perspectiva ya en Platón. El pensamiento poblacional opta por la perspectiva inversa: la naturaleza contiene poblaciones de individuos únicos y los tipos son herramientas conceptuales un tanto burdas con las que intentamos apoderarnos(69) de esta complejidad. Mayr sostenía que Darwin «sustituyó» la actitud tipológica en biología por el pensamiento poblacional. Los historiadores han criticado tal perspectiva como una versión caricaturesca del pensamiento predarwinista. Aún así, la noción de Mayr de «pensamiento poblacional» sintetiza una visión que fue, cuando menos, notablemente fortalecida por la teoría evolutiva; encaja bien con ella y ha motivado cambios en el modo de pensar acerca de muchos asuntos.

Uno de estos asuntos es la naturaleza de los seres humanos. Como se ha señalado en el capítulo anterior, la misma idea de especie es problemática en ciertos sentidos, especialmente cuando comparamos organismos que han estado vivos en distintas épocas, pero si dejamos ese asunto temporalmente a un lado, no hay nada problemático en hablar *grosso modo* sobre la «naturaleza» de la especie humana. Como resultado de nuestra historia evolutiva hay un perfil genético característico de nuestra especie que incluye

causas importantes de muchos de nuestros rasgos distintivos. A veces se tiene la tentación de ver las características comunes a los humanos como una «naturaleza» en un sentido fijo, aunque la evolución sea un proceso abierto. El perfil que resulta válido para los humanos de hoy probablemente está cambiando. Aparecen nuevas variaciones. La mayoría son eliminadas. Las que no se eliminan en principio resultan «anormalidades», pero lo que hoy es anormal puede resultar lo normal mañana. Los rasgos distintivos de los humanos de hoy comenzaron siendo extrañas anormalidades en poblaciones que fueron muy distintas. La perspectiva tipológica considera que las variaciones *dentro* de un tipo reflejan una imperfección o una anormalidad y la atención se enfoca en las diferencias características *entre* tipos. Pero la evolución por selección natural es, en efecto, una máquina que transforma el primer tipo de variación en el último. Las diferencias entre «tipos» de organismos tienen su origen en la variación dentro de poblaciones que ha sido filtrada y magnificada de modo que produce cambios a gran escala.

A menudo ha resultado atractiva la imagen de un conjunto de las características estables en una especie como la nuestra que han sido establecidas por causas internas, siendo el medio ambiente el causante de sus perturbaciones y de la introducción de variabilidad(70). Por medio del aprendizaje y otros modos relacionados de sensibilidad al medio, las idiosincrasias de las circunstancias individuales(71) van dejando su marca. Surge entonces un debate acerca de cuáles de nuestras características se deben a causas estables internas y cuáles se deben al entorno (naturaleza frente a crianza). El aprendizaje tiene una función evolutiva al permitir ajustar el comportamiento de los organismos a los detalles de sus circunstancias. Pero la sociabilidad de la especie humana interfiere con la asociación, por un lado, entre causas internas y características estables y, por otro lado, entre causas externas y variabilidad. La vida humana se caracteriza por comportamientos y prácticas que se transmiten de un modo fiable, valiéndose de la enseñanza y el modelado de las conductas por medio de los progenitores y otras personas. Como resultado de ello, muchos de nuestros rasgos son aprendidos, aunque resultan recurrentes en muchos individuos en lugar de ser idiosincrásicos y

esto puede constituir un aspecto fundamental del desarrollo evolutivo de muchos de nuestros rasgos distintivos como especie —tal y como se expresa en el título del libro de Kim Sterelny *The Evolved Apprentice* (2012) [*El aprendiz evolucionado*]—. Además, a menudo se asocian los rasgos que surgen de causas internas con la resistencia al cambio, pero *que aparezcan de forma fiable y que estén fuertemente influidos por causas genéticas* no implica que sean *difíciles de cambiar*. Una influencia ambiental capaz de modificar un rasgo puede ser excepcional en circunstancias naturales, aunque fácil de provocar una vez que sabemos cuál es esa influencia.

Los distintos modos de ver la naturaleza humana proporcionan el marco desde el que abordar cuestiones morales. Podemos considerar que la naturaleza humana es mala, como hace la tradición cristiana, aunque también es habitual buscar una orientación positiva —información acerca de qué es lo natural para nosotros o qué es «acorde con nuestra naturaleza», en un sentido moralmente relevante—. Lo cual se relaciona con lo ya comentado acerca de la teleología en el capítulo 4. Si un rasgo ha tenido éxito en la selección natural, podrá describirse en términos de su *función*, en términos de «qué se supone» que hace. Pero, como quedó señalado, el sentido en el que entendemos desde la selección natural términos como «supuesto» y «normal» no tiene implicaciones morales. Si un comportamiento tiene una función que se ha desarrollado evolutivamente, eso sólo significa que se ha asociado con el éxito reproductivo y que se ha mantenido por esa razón. El hecho de que un hábito o una característica sea «natural» en este sentido ni nos impide ni nos debería impedir criticarlo y quizá intentar modificarlo.

De modo que el concepto de naturaleza humana que puede retenerse desde una mentalidad evolucionista y desde el «pensamiento poblacional» muestra diferencias sustanciales con los puntos de vista más tradicionales. Una vez que la evolución de un linaje ha tomado por un tiempo un camino en particular, podemos hablar de una «naturaleza evolucionada» que se ha establecido en ese linaje, aunque gran parte de ello no será universal, ni siquiera en un momento dado. Dado que la evolución es un proceso abierto, hablar acerca de nuestra naturaleza tiene un carácter *post hoc*. Una

nueva característica que sea ahora «anormal» puede ser la base sobre la que se dé una nueva naturaleza en el futuro. Esto vale para todas las especies, no sólo para los humanos. Las capacidades de aprender y de transmitir culturalmente que encontramos en los humanos suman a esta apertura evolutiva una dimensión añadida.

Al echar la vista atrás en la historia de la filosofía, ¿encontraremos a alguien que mantuviese una visión similar sobre el estatuto de la naturaleza humana? A ideas parecidas llegaron los existencialistas del siglo XX, aunque por caminos muy distintos. Jean-Paul Sartre defendía que no hay una naturaleza humana que constriña o deba constreñir la realidad del comportamiento humano y sus decisiones propias. Los humanos son lo que hacen de sí mismos. Como antes señalé, siempre se habla *post hoc* de la naturaleza humana. Por usar la terminología existencialista, la *existencia* (los hechos reales de la vida humana) precede a la *esencia* (toda naturaleza inscrita o toda «concepción» *a priori* de lo humano). Los existencialistas se expresaron acerca de estos asuntos de modos metafísicamente enrevesados, pero creo que vislumbraron algo importante.

> Cuando concebimos un Dios creador, ese Dios se asimila la mayoría de las veces a un artesano superior [...]. Así el concepto de hombre en el espíritu de Dios es asimilable al concepto de abrecartas en el espíritu del industrial; y Dios produce al hombre siguiendo técnicas y una concepción, exactamente como el artesano fabrica un abrecartas siguiendo una definición y una técnica [...]. En el siglo XVIII, en el ateísmo de los filósofos, la noción de Dios es suprimida, pero no pasa lo mismo con la idea de que la esencia precede a la existencia. Esta idea la encontramos un poco en todas partes: la encontramos en Diderot, en Voltaire y aún en Kant. El hombre es poseedor de una naturaleza humana; esta naturaleza humana, que es el concepto humano, se encuentra en todos los hombres, lo que significa que cada hombre es un ejemplo particular de un concepto universal, el hombre.
>
> ¿Qué significa aquí que la existencia precede a la esencia? Significa que el hombre empieza por existir, se encuentra, surge en el mundo, y que después se define. (Sartre 1946/1956, p. 349; traducción de Victoria Prati de Fernández, Edhasa, Barcelona,

2009).

LECTURAS ADICIONALES

Sobre la cooperación y el altruismo, Hamilton (1998), Sober y Wilson (1998), Kerr *et al.* (2004), Skyrms (2004), Nowak (2006b), West *et al.* (2007), Calcott (2008), Harman (2011); sobre la sociabilidad humana, Tomasello (2009), Seabright (2010), Kitcher (2011); sobre el aprendizaje social, Heyes (2012); sobre la evolución cultural, Hull (1988), Mesoudi *et al.* (2006); sobre la naturaleza humana, Oyama (2000), Dupré (2001), Pigliucci y Kaplan (2003), Buller (2005), Machery (2008), Downes y Machery (2013), Prinz (2012).

9. INFORMACIÓN

En su libro *Natural Selection* (1992), George Williams sostenía que hay dos «dominios» en los que puede darse el cambio biológico. Uno es material y el otro es «códico», el dominio de la información. En los procesos evolutivos la información se crea, persiste, prolifera y se pierde.

En principio parece que la información sólo existe cuando se da algo parecido a la comunicación o el pensamiento, y aunque algunas especialidades de la biología tratan de estos asuntos, la mayor parte de ella no lo hace. Sin embargo, en el último medio siglo la biología se ha empapado de terminología informacional e ideas teóricas. La genética tiene que ver con la codificación, la traducción y la edición. Para la biología del desarrollo, los gradientes químicos proporcionan al organismo en desarrollo «información posicional». Para muchos la biología se ha convertido en una ciencia en la que la información ocupa un lugar central.

En este último capítulo discutiré en contra de algunas de las concepciones de la biología más fuertemente marcadas por la información. Pero entonces me detendré en el papel unificador que desempeña una idea relacionada: la de comunicación.

9.1. Información y evolución

Este libro ha adoptado un visión claramente materialista sobre los sistemas vivos y su evolución. Los organismos son objetos materiales complejos y los procesos metabólicos característicos de la vida son procesos físicos. Hay organismos que viven más y se reproducen más que otros, consistiendo la reproducción en hacer un nuevo objeto material. En los sistemas biológicos, las cosas materiales van y vienen del mundo, usan energía, cambian y dan lugar a nuevas cosas materiales. La evolución por selección natural es un aspecto de esta gran variedad de sucesos físicos.

Para Williams y otros, este modo de ver las cosas subestima el

papel de la información y no acierta a reconocer el estatus especial de los genes. «Un gen no es una molécula de ADN; es la información transcribible codificada por una molécula», «el gen es un paquete de información, no un objeto» (Williams 1992, p. 11). Richard Dawkins describe la evolución como un flujo en un río de información, un río que «fluye a través del tiempo, no del espacio» (1995, p. 4). ¿Por qué decir cosas así? Admití en el capítulo 6 que las células contienen estructuras similares a un código por las que suceden procesos similares a la computación. Pero aquellas estructuras y procesos se encontraban en el interior de las células, localizadas no sólo en el tiempo sino también en el espacio.

Para defender la idea de que un gen es un pedazo de información en vez de un objeto material, Williams sugirió que los genes pueden entenderse en analogía con los libros, como *Don Quijote*. Un libro sigue siendo el mismo objeto a través de muchas copias en muchos formatos distintos. Del mismo modo, una secuencia de ADN persiste a través de muchas copias y cambios en su materia. Un gen y un libro no se parecen *tanto*, ya que es un hecho importante acerca del ADN que su información no se desplaza tan rápidamente de un medio a otro. Algunas secuencias de ADN dan lugar a secuencias de proteínas que se corresponden parcialmente con ellas, aunque esto es una calle de dirección única. Las características especiales de *Don Quijote* —que sólo se perdería del mundo en caso de que todos los libros y todas las copias electrónicas y los microfilmes y demás formatos se perdieran— no resultan válidas aquí. Más aún: la importancia de pensar tanto en tipos como en instancias no sólo es válida para el ADN. Proteínas, azúcares y lípidos se dan en muchas instancias, pero esto no hace que sean otra cosa que objetos materiales. El modo en que suelen surgir las moléculas de ADN es inusual, copiando moléculas preexistentes de un modo que va formando linajes. Pero esto es otro hecho material, un hecho acerca de lo que ocurre en unos lugares y no en otros y con algunas sustancias materiales pero no con otras.

Otra motivación que nos invita a ver la evolución como un proceso informacional proviene de la idea de que una población en evolución acumula información acerca de su entorno. Para Dawkins, una especie es un ordenador que «construye, a través de las generaciones, una descripción estadística de los mundos en los

que los ancestros de los miembros actuales de la especie vivieron y se reprodujeron» (1998, p. 239). Es cierto que la evolución es un proceso en el que los acontecimientos del pasado han dejado marcas y huellas que están presentes posteriormente. En sí mismo esto no tiene por qué ser extraño en un proceso físico. Una formación geológica como una montaña contiene rastros de los procesos que la produjeron en sus estratos rocosos y en otros rasgos (incluyendo sus fósiles). Los cambios en los acervos genéticos tienen sus causas y a veces es posible dilucidar, dentro de un límite, cómo una especie alcanzó su estado actual. La secuencia de acontecimientos ramificadores en el árbol de la vida va dejando marcas a partir de las cuales puede reconstruirse la historia. Cuando el pasado deja sus huellas en el presente de este modo, estas huellas son en cierto sentido «signos», pero sólo del mismo modo en que a menudo los vemos en los anillos de los árboles, que pueden ser usados para inferir su historia, aunque no tengan ningún otro rol. Hasta aquí no hemos encontrado razón alguna para pensar que la evolución tenga una relación con la información distinta a la que se da en otros procesos físicos [55] .

¿Esto es todo lo que puede decirse a este respecto? Pero incluso si se rechazan las afirmaciones más fuertes acerca de la conexión entre información y evolución, parece haber algo importante aquí. Los organismos que resultan del proceso evolutivo parecen beneficiarse, en términos de adaptación, de los efectos que los entornos pasados han tenido en su acervo genético; en los procesos geológicos no se da nada parecido. Y yo mismo indiqué en el capítulo 6 que el ADN es una clase de memoria. Si es así, ¿qué es lo que se recuerda? Volvamos a los fundamentos para poder estudiar mejor estas cosas.

9.2. Emisores y receptores

Esta sección estudia dos modelos, o más exactamente, un modelo junto a un marco que comenzó dentro de otro modelo aunque que ha comenzado a usarse más ampliamente. Comenzaré con el segundo, esto es, la *teoría de la información* o teoría matemática de la comunicación, desarrollada principalmente por Claude Shannon (1948).

Shannon comenzó por imaginar la transmisión de una señal por un canal. En un extremo se encuentra la *fuente*, algún aspecto del mundo que puede encontrarse en varios estados distintos. Un *transmisor* genera una *señal* que puede ser enviada por el canal, y un agente en el otro extremo usa esa señal para reducir la incertidumbre acerca de lo que está ocurriendo en la fuente.

El marco de Shannon se introdujo pensando en agentes que envían y reciben mensajes, pero también puede emplearse en casos en los que no hay agentes que desempeñen estos roles de un modo reconocible. El estado del tiempo atmosférico en la ciudad de Nueva York es una *fuente* porque va cambiando de día en día. El estado de las nubes sobre Nueva York lleva consigo cierta información sobre cómo será el tiempo en los próximos días porque, en cierta medida, reduce la incertidumbre acerca de esas condiciones climáticas(72). Siempre que haya dos variables que puedan tomar distintos valores y se asocie el valor de una con el valor de la otra, la primera variable llevará consigo cierta información sobre la segunda. La segunda también contiene cierta información sobre la primera —la relación es simétrica—.

La *cantidad* de información que se asocia con una variable es una medida de la cantidad de incertidumbre que encarna, y la *información mutua* entre las dos variables es una medida de la precisión de las predicciones del estado de una a partir del estado de la otra. En la nota al pie se detallan las fórmulas de las dos[56]. A las relaciones predictivas de este tipo los filósofos a veces las han llamado *significado natural* o *indicación* (Dretske 1988). La información, en este sentido, es ubicua y no está especialmente relacionada con la evolución. Si pueden hacerse inferencias sobre las presiones que ejerció la selección natural en el pasado a partir de las frecuencias génicas presentes, entonces el acervo genético contiene información acerca del pasado. Si se puede inferir la historia geológica de unos acantilados a partir de sus estratos rocosos, será que esos estratos rocosos son portadores de información sobre el pasado. Esto es sólo un modo de describir relaciones de dependencia entre estados del mundo, algo que se da porque hay conexiones físicas entre ellos, ya sean directas o indirectas.

He dicho que el modelo de Shannon se estableció partiendo de la existencia de algo como un emisor y un receptor, pero estos roles no son esenciales para el marco resultante. Pero prestemos ahora más atención a esos roles. El segundo modelo que describiré fue desarrollado por David Lewis (1969) y pretendía comprender la comunicación humana. Lewis imaginó un *comunicador* y una *audiencia*, aunque cambiaré la terminología y hablaré mejor de *emisor* y *receptor*. Lewis asumió que el emisor podía hacer llegar mensajes de algún tipo al receptor si así lo decidían, y se propuso comprender cómo y por qué esos mensajes llegaban a existir. En efecto, Lewis analizó lo que Shannon daba por supuesto y viceversa.

En el modelo de Lewis se asume que el emisor puede percibir el estado del mundo, pero no puede llevar a cabo ninguna otra acción más que producir señales. El receptor sólo puede percibir esas señales, pero puede actuar de un modo que afecte a ambos. Lewis supuso que había un *interés común* entre el emisor y el receptor: los dos agentes tienen las mismas preferencias acerca de qué quieren que se haga con cada estado del mundo. También se supone que una acción de un receptor que funciona bien en un estado del mundo no funciona bien en otros. En esta situación es posible una división del trabajo; el emisor actúa como los ojos, el receptor como las manos. Si el emisor consigue enviar señales distintivas en cada estado del mundo y el receptor usa esas señales para llevar a cabo la acción apropiada en cada estado, entonces este enviar y usar las señales es un *equilibrio de Nash* —ninguno de los lados tiene incentivo alguno para cambiar (unilateralmenle) lo que están haciendo—.

Lewis supuso que el emisor y el receptor son agentes inteligentes que van tomando decisiones sobre estos comportamientos. Brian Skyrms (1996, 2010) planteó este modelo en un marco evolutivo, mostrando que los comportamientos emisores y receptores de este tipo podían también desarrollarse por selección natural y resultar evolutivamente estables.

Como acabamos de ver, la información mutua surge por todos lados como resultado de los omnipresentes procesos físicos y químicos. Pero el modelo de Lewis describe un modo especial en el que puede aparecer mediante la reconfiguración de los comportamientos de los emisores. Si un emisor puede ver el mundo

y puede emitir signos, él o ella tienen la opción de crear señales que llevan consigo información sobre el estado del mundo. Pero ¿por qué tendría que hacer esto el emisor? En una situación como la descrita por Lewis, un emisor actúa de este modo (mediante la elección o la evolución) porque, dadas las reglas de acción del receptor, se beneficia al hacerlo. Si el emisor y el receptor quisieran que se llevaran a cabo acciones completamente distintas para cada estado del mundo, el receptor podría usar las señales informativas que recibe para explotar al emisor, y éste tendría entonces razones para dejar de enviarlas; en la mayoría de los casos (aunque no siempre) una comunicación estable no podría mantenerse en esa situación. El modelo de Lewis, especialmente en la versión desarrollada por Skyrms, describe cómo coevolucionan la producción de señales informativas y su uso como señales que guían la conducta.

Muchos procesos naturales se ajustan de algún modo a este modelo, aunque a veces no sea más que parcialmente. Este modelo puede usarse para explicar señalizaciones(73) entre organismos y dentro de ellos, e incluso para casos en los que los límites de los organismos no están claros. La señalización puede darse a través del espacio o a través del tiempo. En el caso de las abejas, una abeja obrera que encuentra una fuente de néctar realizará un «baile» al volver a la colmena que transmitirá información sobre la distancia y la dirección de la fuente (Von Frisch 1993). En este caso, el emisor tiene información que los receptores no tienen, como en el modelo de Lewis, aunque el emisor puede tanto actuar (consiguiendo el néctar) como señalizar, y la importancia de señalizar radica en que fomenta que haya más abejas que lo transporten. No se ajusta completamente al modelo, pero se ajusta bastante bien. Las señales de alarma de los animales constituyen un caso más controvertido. En muchos animales que viven en grupo, un individuo que detecta la presencia de un depredador dará un aviso y en ocasiones proporcionará también información acerca del tipo de depredador del que se trate. Al menos en algunas ocasiones, esto es un comportamiento cooperativo, quizá incluso altruista, aunque a menudo es difícil discernir cuáles son los costes reales de dar la alarma y si los beneficios de hacerlo tienden a favorecer especialmente a otros que también dan señales de alarma, como los

parientes del que lo ha hecho en primer lugar. Otro caso intrigante es el de las señales que aparentemente dan algunas presas a sus depredadores, señales del tipo «ya te he visto; ni te molestes en intentarlo». En gran medida el depredador y la presa tienen intereses contrapuestos, pero hay también una cierta coincidencia; ambos preferirán no embarcarse en una persecución en la que la presa seguro que escapa[57].

El objetivo original de Lewis era el lenguaje humano. Los hablantes y oyentes reales son mucho más complejos en sus comportamientos y propósitos de lo que permite el modelo, pero la comunicación lingüística puede tener un núcleo cooperativo que sí consigue captar (Millikan 1984, Harms 2004, Tomasello 2008). Pero cuando se intenta usar el modelo para las interacciones en el interior de los organismos surgen complicaciones diferentes. Un ejemplo obvio es el de la señalización entre neuronas dentro del cerebro, aunque a excepción de lo que ocurre en sistemas nerviosos muy simples, una neurona aislada no puede producir acciones que tuvieran consecuencias del tipo asumido por el modelo (Cao 2012). Los comportamientos son producidos por muchas neuronas que trabajan concertadamente. La idea de un «interés común» también puede resultar cuestionable cuando la usamos para referirnos a las partes de un organismo único, pero siempre que hablemos aquí de «intereses» ha de entenderse que es sólo un modo abreviado de hablar. Lo esencial es la presencia de algún tipo de proceso de selección por medio del cual las consecuencias de las conductas de emisores y receptores estabilicen o reconfiguren esas mismas conductas. En este libro hemos visto varias veces que hay una familia de procesos que pueden desempeñar este papel, incluyendo la evolución por selección natural, el aprendizaje por refuerzo, algunos procesos culturales por imitación y la elección deliberada (§ 3.4, 4.3, 8.3). También aquí los términos «emitir» y «recibir» han de ser entendidos de un modo muy amplio, de modo que quepan en ellos distintos tipos de escritura y lectura, de producción y consumo, de marcado e interpretación.

Otro tipo de caso o fragmento sólo parcialmente cubierto por el modelo de Lewis lo representan las situaciones en las que un signo informativo no tiene emisor, pero es usado por un receptor o intérprete. En biología, a menudo se usa el término «indicación»

[*cue*], a diferencia de «señal» [*signal*], para referirse a los signos de esta clase, que se dan naturalmente y no han sido enviados. Las indicaciones, como las nubes que indican lluvia, pueden usarse de un modo muy parecido a como se usan las señales. Algunos pueden preferir afirmar que hay un emisor en estos casos, aunque sea un tipo especial de emisor que seguirá mandando señales informativas sin importar lo que haga el receptor. Pero sea cual sea el modo en que lo describamos, hay una diferencia entre los casos en los que la conducta del emisor y el receptor pueden cambiar como consecuencia del emparejamiento de las acciones del receptor con los estados del mundo, y los casos en los que un lado u otro no se ve afectado por las consecuencias de esas acciones.

Al juntar algunas de estas comparaciones, vemos que los sistemas emisor-receptor aparecen en casos *claros* y en casos *marginales*. En los casos claros hay distintos objetos que desempeñan los papeles de emisor, signo y receptor y algún tipo de proceso de selección estabiliza los comportamientos de emisor y receptor. Los signos que median entre ellos llevan consigo información acerca del mundo y lo hacen *porque* el comportamiento de su emisor ha sido configurado por un proceso de selección para producir esos signos. Los signos tienen un efecto porque también la conducta del receptor ha sido configurada por la selección. En los casos más *marginales*, un sistema sólo se ajusta vagamente a estos papeles —el signo y el lector o receptor pueden, por ejemplo, no distinguirse, o los signos pueden no haber sido producidos por un emisor cuyo comportamiento haya sido configurado por la selección, o las interacciones cubiertas por el modelo de Lewis pueden estar inmersas en otras—.

Las configuraciones emisor-receptor están tan presentes en la experiencia humana cotidiana que a su alrededor han ido surgiendo fuertes hábitos de descripción. Todos estamos acostumbrados tanto a *hablar sobre* signos como a desempeñar nosotros mismos los papeles de emisor y receptor. Esto tiene sus consecuencias sobre los científicos —que también son personas— cuando encuentran sistemas que cuentan, parcial o marginalmente, como casos de configuración emisor-receptor en sus investigaciones sobre sistemas genéticos, redes ecológicas o cosas por el estilo. Esos hábitos de descripción e interpretación de los casos claros con los que estamos

familiarizados se activan, y terminan por aplicarse también para los casos en los que sólo se dan concordancias parciales.

Arnon Levy (2010) ha defendido una concepción «ficcionalista» de gran parte de la terminología informacional en la biología moderna. Sugiere que hablar de mensajes y señales en áreas como la genética o la biología del desarrollo no implica comprometerse con un «dominio» adicional, ni muestra que necesitemos una nueva teoría del significado que funcione con los minúsculos sistemas subpersonales, aunque estas descripciones tampoco son meramente un modo vago de hablar. Suponen la *pretensión* socialmente establecida de describir las partes de los organismos vivos *como si* se comunicasen entre sí, aunque de hecho no lo hagan. Una vez que la gente se acostumbra a trabajar en el marco de esta pretensión, las discusiones empíricamente fundadas pueden transcurrir en su interior —si alguien dice que cierta información acerca de qué vía se pone a disposición de una célula en la fase X, pero no en la fase Y, se entiende lo que esto significa y la afirmación puede ser evaluada—. Pero para Levy, esta célula que se vale de mensajes sigue siendo una ficción. La idea que pretendo sugerir aquí no es exactamente la misma, pero está relacionada con ella, y en algunos casos me he basado en el análisis de Levy. Muchos sistemas empíricos muestran una *concordancia parcial* con la configuración comunicativa con la que estamos familiarizados por nuestras vidas cotidianas y en la que nos basamos al describir lo que hacen las células y otras partes de los organismos. Algunas de estas descripciones usan una terminología que literalmente sólo puede aplicarse al hablar de casos paradigmáticos de comunicación humana, aunque en este ámbito no quede claro dónde se sitúan los límites entre lo literal y lo metafórico.

Volvamos ahora a las conexiones que hemos trazado entre la evolución y la información. Dawkins sostenía que un acervo genético es un resumen estadístico de la experiencia de la especie en el pasado y que un organismo es una «descripción» del mundo de sus ancestros (1998)(74). En principio esto puede entenderse como un asunto de información mutua en el sentido de la teoría de la información. El acervo genético contiene marcas de su pasado; a partir de la estructura de un organismo pueden predecirse ciertos hechos acerca de dónde y cómo vive o, más bien, acerca de dónde

vivieron sus ancestros. Pero esto también resulta válido si hablamos de formaciones rocosas —en cierta medida su pasado puede ser inferido a partir de su presente—. De modo que lo siguiente que tenemos que preguntar está ahora más claro: ¿la información acerca del pasado en un organismo o en un acervo genético tiene un emisor y un receptor (escritor/lector, productor/consumidor)?

Si entendemos así las cosas, un organismo en sí mismo no es un mensaje. Pero el caso del acervo genético está menos claro. Si un acervo genético tiene un lector o un usuario, éste será toda la población de organismos cuyos genomas parten de él. Pero esta población es una colección de organismos separados que se encuentran en competencia evolutiva entre sí. No tiene nada que ver con un agente de pleno derecho. ¿Quizá el usuario del mensaje es el organismo individual? Pero todo lo que puede leer es su propio genoma, no el acervo genético entero. Indiqué en el capítulo 6 que un genoma es como una biblioteca y volveré a incidir en este asunto en la siguiente sección. Por ahora sigo sosteniendo lo que ya dije: la evolución misma no es un proceso que use o que implique información de modo que se distinga de otros procesos de cambio. Claro que hay mucha información en el sentido que daba a este término Shannon, pero también la hay en otros procesos en los que lo que pasa en un momento y un lugar deja huellas en otros momentos y lugares.

He sostenido que la evolución no difiere de otros procesos físicos con respecto a la relación que mantiene con la información. Algunos piensan que la física nos enseña que la información está en la base de *todo*. No sólo el mundo de los seres vivos sino el universo físico como tal tendría una naturaleza informacional. Quizá esto sea verdad, pero creo que algunas de las ambigüedades que acabamos de ver —entre la mera presencia de información en el sentido de Shannon y las hipótesis más fuertes sobre el *uso* de información— también son relevantes aquí.

9.3. ¿Comunicación desde el comienzo de la vida?

En la sección 6.2 exploré el papel que desempeña la información en genética. Algunos estudios recientes se han aproximado explícitamente a los fenómenos genéticos valiéndose de modelos

como los que hemos explorado en este capítulo (Shea 2007, 2012, Bergstrom y Rosvall 2010). Al contemplar el interior de una célula, la «lectura» de los genes es un asunto bastante bien definido —transcripción y traducción—. Pero ¿quién compone el mensaje que los lectores leen? Una opción (vista en Bergstrom y Rosvall) es decir que lo han hecho los progenitores del organismo. En ese caso la descendencia es el receptor y la herencia es comunicación entre generaciones. Aquí puede darse un problema consistente en un error entre distintos niveles: si las lectoras son estructuras a nivel celular, entonces parece que el emisor no puede ser un organismo entero, una colección de muchas células. En la versión de Shea, el usuario de un mensaje genético es todo el «sistema de desarrollo» de la descendencia, una gran colección de procesos que, todos juntos, hacen que los genes tengan sus efectos. Esto quizá esté bien y no hace especialmente serio el posible problema que acabamos de ver en la perspectiva de Bergstrom y Rosvall, pero parece que la aplicación directa de este modelo podría conducir a forzar artificialmente a las entidades para que se ajusten a los roles planteados por el modelo.

Veamos otro modo de considerar este asunto. Como se sostuvo en la sección 6.2., la «lectura» del genoma se da sólo a nivel celular gracias a la maquinaria de la síntesis de proteínas. En ese capítulo también cité a David Nanney (1958), que decía que un genoma es una «biblioteca de especificaciones». El ADN forma un sistema de *memoria* a nivel celular, un sistema que además cumple la función de participar en el acceso a esa memoria. Cuando metemos en el molde del modelo emisor-receptor la idea del ADN como memoria, surgen algunas relaciones interesantes entre sistemas de memoria.

La memoria, desde el punto de vista del modelo emisor-receptor, es el envío de mensajes a través del tiempo. «Envío» no es un término ideal en este contexto, ya que cuando algo se «envía» normalmente está fuera de circulación durante el tiempo que tarda en llegar hasta el receptor. En el caso de la memoria, una representación suele estar disponible por un periodo considerable. Pero esto es una diferencia superficial. Entonces, si el lector del material genético es la maquinaria de la síntesis de proteínas, ¿quién es el emisor o el productor del mensaje? Lo que la naturaleza ha generado aquí es diferente de un claro sistema emitir-

recibir, o escribir-leer. El proceso evolutivo —que no es un emisor en el sentido de este modelo— conforma las secuencias genéticas disponibles en cualquier momento. Esto ocurre por medio de la mutación y la reproducción diferencial. He estado tentado de decir que «el proceso evolutivo hace esto por medio de la mutación y la reproducción diferencial», pero estas palabras habrían sugerido que hay un agente que se vale de un método para hacer algo, y la evolución no es eso. La evolución simplemente sucede y hace que las células contengan ciertas secuencias de ADN en lugar de otras. Lo que las células hacen con esas secuencias de ADN es leerlas, consultar estas bibliotecas para manufacturar proteínas y otros productos de los genes. El mensaje no tiene emisor o escritor o productor, pero de todos modos puede leerse; esto no es un sistema de memoria basado en la *escritura* y la *lectura*, sino uno basado en la *evolución* y la *lectura*(75).

He dicho que el mensaje genético no tiene escritor ni productor, pero aquí la historia en parte tiene que ver con la replicación del ADN. Un aspecto añadido, en los organismos sexuales, es la mezcla del material genético en la recombinación. La primera de éstas, la replicación, la considero algo más cercano a la persistencia que relacionado con el escribir o el enviar. La recombinación es distinta, ya que produce novedad. Llegados a este punto, creo que estamos ante ciertos rasgos de los sistemas genéticos que no tienen analogías con los familiares sistemas de envío y recepción que nos guiaron en la construcción del modelo. La naturaleza ha dado lugar a algo diferente. Hay cierta concordancia entre las características básicas de los sistemas genéticos y una versión del sistema emisor-receptor en la que se salva el problema del tiempo y el papel del emisor ha sido sustituido por un proceso evolutivo, pero la concordancia es sólo parcial.

Los sistemas genéticos pueden contrastarse con la memoria en el cerebro. Desde los tiempos de Platón, los filósofos han concebido la memoria sobre todo como una «inscripción» —un modelo escritura-lectura de la memoria—. A partir del siglo XVIII los filósofos y los psicólogos a menudo se alejaron de él, planteando una comprensión mecanicista de la memoria. La tradición *asociacionista* sostiene que la experiencia deja sus huellas en la mente y éstas posteriormente tienen sus efectos, aunque estas «huellas» no deben considerarse

como cosas que se escriben y después se leen. En la actualidad hay diferencias de opinión sobre este asunto en los ámbitos de la neurobiología y la ciencia cognitiva. Los ordenadores, por supuesto, tienen una memoria en la que se puede escribir y leer, como ilustra de forma simple pero potente una máquina de Turing, el diseño abstracto de un ordenador desarrollado por Alan Turing en 1936. Una máquina de Turing tiene una «cabeza» que escribe y lee ciertas marcas sobre una «cinta». Muchos psicólogos y algunos neurobiólogos piensan que el cerebro debe tener un sistema de memoria parecido, aunque no sea inmediatamente visible (Gallistel y King 2010). Pero más neurobiólogos y algunos psicólogos consideran que el mensaje que nos transmite la ciencia del cerebro más reciente es, más bien, que los cerebros han ideado un modo distinto de resolver el problema del almacenaje de recuerdos, por lo que el modelo de lectura-escritura no resulta válido aquí (Koch 1999). Este segundo modo de ver las cosas puede expresarse diciendo que en vez de usar un mecanismo de *lectura-escritura*, el cerebro usa una memoria de *escritura-activación*. Las marcas que va dejando la experiencia en la memoria pueden funcionar sin necesidad de un dispositivo de lectura. Si esto es correcto, resultaría que el cerebro es una especie de reverso del caso de los sistemas genéticos, ya que aquí lo que ha desaparecido es el mecanismo de lectura; *escribir-activar* en lugar de *evolucionar-leer*.

Una vez planteada esta comparación, resulta interesante añadir otro sistema de memoria en el interior de las células, un sistema que cuesta menos ver como memoria: la modificación del ADN con marcas químicas (especialmente grupos metilo) que inhiben la transcripción. Hay gente que lo denomina «código epigenético». En este caso, el paso de «escribir» está claro; se marca el ADN sistemáticamente por medio de una maquinaria que realiza esta función. Podría entonces parecer que este sistema de memoria encaja con un modelo de *escritura-lectura*, pero sólo si se entiende el paso de «lectura» de un modo amplio. Una vez que se hace una marca, la consecuencia suele ser que ese fragmento de ADN *no* se lee. De modo que esto también podría llamarse sistema de memoria *leer-desactivar*(76). El marcado funciona como una producción de diferencias por la vía de prevenir la lectura. (Entre los procesos epigenéticos también se encuentra la unión al ADN de químicos que

promueven la transcripción). Así que dentro de las variedades de la memoria hay sistemas que tienen un carácter de escritura-lectura (que considero que encajan con el modelo emisor receptor), y hay variantes que prescinden del paso de escritura, del paso de lectura o de ambos.

Exploraré otro uso de estos modelos. Una característica básica de la vida en los animales multicelulares es la *diferenciación*. Casi todas tus células tienen genomas extremadamente parecidos (§ 5.2), pero estas células se diferencian formando muy distintos tipos (piel, cerebro, hígado). Esto funciona mediante la regulación de la expresión de los genes; sólo un número muy pequeño de genes resultan expresados en cada célula, y este patrón de expresión está sobre todo determinado por la unión de moléculas al ADN. Este proceso conlleva, como hemos visto, una cierta memoria e implica asimismo que se produzca señalización a través del espacio.

Durante el desarrollo, el entorno de una célula es la fuente de indicaciones moleculares y señales. Algunas llegan al organismo desde fuera, de su madre o de otro lugar. Pero según continúa el proceso, las células del organismo en crecimiento se afectan unas a otras, participando en la señalización de célula a célula. Las células van emitiendo sustancias químicas que modifican el entorno del resto de células, afectando de este modo la expresión de sus genes. Como observó Ben Kerr, los procesos de señalización que desempeñan este rol pueden verse como una combinación de *construcción de nichos* y *plasticidad fenotípica*. Ya hemos explorado estos asuntos en este libro (§ 4.2 y § 6.2) como características de organismos enteros; ahora las vemos entre las células de un organismo y son una parte integrante del modo en que un organismo llega a existir. En la construcción de nichos, un ser vivo modifica su entorno. En la plasticidad, un ser vivo genera diferentes fenotipos en función de su entorno. En cierto sentido toda señalización es una combinación de estas dos cosas: el emisor que transforma su entorno y el receptor que se involucra en una respuesta plástica.

Hay continuidades entre los modos más simples de señalización que vemos entre las células, en la comunicación animal y las formas más elaboradas que vemos en la comunicación humana —la gesticulación, el habla, el dibujo, la escritura— que surgen en las

formas especiales de implicación social propias de nuestra especie. Como sucede en la cooperación, la comunicación cumple un doble papel, como parte de la vida social humana y como un elemento en el modo en que muchas otras entidades biológicas se juntan y funcionan. Por todos lados encontramos conductas similares a la comunicación, y ésta es la manifestación de algo más básico. Una combinación de receptividad y actividad, estabilizadas por la selección gracias a un mecanismo de retroalimentación, es una característica distintiva del mundo de lo vivo.

LECTURAS ADICIONALES

Sobre la información, véase Dretske (1981), Dennett (1987), Bergstrom y Rosvall (2010), Donaldson-Matasci *et al.* (2010), Gleick (2011); sobre el modelo emisor-receptor, Skyrms (2010); sobre la señalización en sistemas genéticos, Ptashne y Gann (2001); sobre comunicación animal, Stegmann (2013) y las referencias en la nota 3; también Millikan (1984, 2004), Griesemer (2000), Bonner (2000).

Abrams, M. 2009. “The Unity of Fitness”. *Philosophy of Science* 76: 750-61.

Amundson, R. 1989. “The Trials and Tribulations of Selectionist Explanations”. En K. Hahlweg y C. A. Hooker, eds., *Issues in Evolutionary Epistemology*. Albany, State University of New York Press.

— 2005. *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: Roots of Evo-Devo*. Cambridge, Cambridge University Press.

Ariew, A. 2008. “Population Thinking”. En M. J. Ruse, ed., *Oxford Handbook of Philosophy of Biology*. New York, Oxford University Press.

Ariew, A. y Lewontin, R. C. 2004. “The Confusions of Fitness”. *British Journal for the Philosophy of Science* 55: 347-63.

Armstrong, D. 1985. *What Is a Law of Nature?* Cambridge, Cambridge University Press.

Axelrod, R. 1984. *The Evolution of Cooperation*. Nueva York, Basic Books. [Ed. esp.: *La evolución de la cooperación: el dilema de prisioneros y la teoría de juegos*, trad. Luis Bou, Madrid, Alianza, 1986].

Axelrod, R. y Hamilton, W. 1981. “The Evolution of Cooperation”. *Science* 211: 1390-96.

Ayre, D. J. Y Grosberg, R. K. 2005. “Behind Anemone Lines: Factors Affecting Division of Labour in the Social Cnidarian

Anthopleura elegantissima". Animal Behaviour 70: 97-110.

Bateson, W. 1900. "Problems of Heredity as a Subject for Horticultural Investigation". *Journal of the Royal Horticultural Society* 25: 54-61.

Beadle, G. W. y Tatum, E. L. 1941. "Genetic Control of Biochemical Reactions in *Neurospora*". *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 27: 499-506.

Beatty, J. 1995. "The Evolutionary Contingency thesis". En G. Wolters y J. Lennox, eds., *Concepts. Theories and Rationality in the Biological Sciences: the Second Pittsburgh-Konstanz Colloquium in the Philosophy of Science*. Pittsburgh, University of Pittsburgh Press.

— 2006. "Replaying Life's Tape". *Journal of Philosophy* 7: 336-62.

Bechtel, W. y Richardson, R. C. 1993. *Discovering Complexity: Decomposition and Localization as Strategics in Scientific Research*. Princeton, Princeton University Press.

Bedau, M. A. 1997. "Weak Emergence". En J. Tomberlin, ed., *Philosophical Perspectives: Mind, Causation, and World*. Oxford, Blackwell.

— 2007. "What Is Life?". En S. Sarkar y A. Plutynski, eds., *A Companion to the Philosophy of Biology*. Nueva York, Blackwell.

Bedau, M. A. y Humphreys, P., eds. 2008. *Emergence: Contemporary Readings in Philosophy and Science*. Cambridge, MIT Press.

Beebee, H., Hitchcock, C., y Menzies, P., eds. 2010. *Oxford Handbook of Causation*. Oxford, Oxford University Press.

Bennett, J. 2003. *A Philosophical Guide to Conditionals*. Oxford, Clarendon.

Benzer, S. 1957. "The Elementary Units of Heredity". En W. D. McElroy y B. Glass, eds., *A Symposium on the Chemical Basis of Heredity*. Baltimore, Johns Hopkins University Press.

Bergstrom, C. T. y Rosvall, M. 2010. "The Transmission Sense of Information". *Biology and Philosophy* 26: 159-76.

Binmore, K. 1998. "Review of The Complexity of Cooperation by Robert Axelrod". *Journal of Artificial Societies and Social Simulation* 1, http://jasss.soc.surrey.ac.uk/1/1/review1.html.

Bishop, C. D., Erezyilmaz, D. F., *et al.* 2006. "What Is Metamorphosis?". *Integrative and Comparative Biology* 46: 655-61.

Blute, M. 2007. "The Evolution of Replication". *Biological Theory* 2: 10-22.

Bonner, J. T. 1974. *On Development: The Biology of Form*. Cambridge, Harvard University Press.

— 2000. *First Signals: The Evolution of Multicellular Development*. Princeton, Princeton University Press.

Bouchard, F. 2008. "Causal Processes, Fitness and the Differential Persistence of Lineages". *Philosophy of Science* 75: 560-70.

Bouchard, F. y Huneman, P., eds. 2013. *From Groups to Individuals: Evolution and Emerging Individuality*. Cambridge, MIT Press.

Bowler, P. J. 2009. *Evolution the History of an Idea*. 25th Anniversary Edition. Berkeley University of California Press.

Bowles, S. y Gintis, H. 2011. *A Cooperative Species: Human Reciprocity and Its Evolution*. Princeton University Press.

Boyd, R. N. 1999. "Homeostasis, Species, and Higher Taxa". En R. A. Wilson, ed., *Species: New Interdisciplinary Essays*. Cambridge, MIT Press.

Boyd, R. T. y Richerson, P. J. 2005. *The Origin and Evolution of Cultures*. Oxford, Oxford University Press.

Bradbury, J. W. y Vehrencamp, S. L. 2011. *Principles of Animal Communication*, 2nd ed. Sunderland, Sinauer Associates.

Brandon, R. N. 1978. "Adaptation and Evolutionary Theory". *Studies in History and Philosophy of Science* 9: 181-206.

— 1990. *Adaptation and Environment*. Princeton, Princeton University Press.

Browne, J. 1996. *Charles Darwin: Voyaging*, vol. 1. Princeton, Princeton University Press [Ed. esp.: *Charles Darwin: El Viaje*, trad. Julio Hermoso, Valencia, Publicacions de la Universitat de València, 2008].

— 2003. *Charles Darwin: The Power of Place*, vol. 2. Princeton, Princeton University Press [Ed. esp.: *Charles Darwin: El poder del lugar*, trad. Julio Hermoso, Valencia, Publicacions de la Universitat de València, 2009].

Buller, D. J. 1999. *Function, Selection, and Design*. Albany, State University of New York Press.

— 2005. *Adapting Minds*. Cambridge, MIT Press.

Burian, R. M. 2004. "Molecular Epigenesis, Molecular Pleiotropy, and Molecular Gene Definitions". *History and Philosophy of the Life Sciences* 26: 59-80.

Burkhardt, R. W. 1977. *The Spirit of System: Lamarck and Evolutionary Biology*. Cambridge, Harvard University Press.

Burnet, M. 1958. *The Clonal Selection Theory of Acquired Immunity*. Cambridge, Cambridge University Press.

Burt, A. y Trivers, R. 2006. *Genes in Conflict: The Biology of Selfish Genetic Elements*. Cambridge, Harvard University Press.

Buss, L. W. 1987. *The Evolution of Individuality*. Princeton, Princeton University Press.

Calcott, B. 2008. "The Other Cooperation Problem: Generating Benefit". *Biology and Philosophy* 2, 179-203.

Calcott, B. y Sterelny, K., eds. 2011 *The Major Transition in Evolution Revisited*. Cambridge, MIT Press.

Campbell, D. T. 1960. "Blind Variation and Selective Retention in Creative Thought as in Other Knowledge Processes". *Psychological Review* 67: 380-400.

Cao, R. 2012. "A Teleosemantic Approach to Information in the Brain". *Biology and Philosophy* 27: 49-71.

Carnap, R. 1966. *Philosophical Foundations of Physics*. Nueva York, Basic Books. [Ed. esp.: *Fundamentación lógica de la física*, trad. Néstor Miguens, Buenos Aires, Ed. Sudamericana, 1969].

Carroll, J. W., ed. 2004. *Readings on Laws of Nature*. Pittsburgh, University of Pittsburgh Press.

Cartwright, N. 1983. *How the Laws of Physics Lie*. Oxford, Clarendon.

Changeux, J. P. 1985. *Neuronal Man: The Biology of Mind*. Nueva York, Pantheon.

Cheney, D. y Seyfarth, R. 1990. *How Monkeys See the World: Inside the Mind of Another Species*. Chicago, University of Chicago Press.

Clark, E. 2011. "Plant Individuality and Multilevel Selection Theory". En B. Calcott y K. Sterelny, eds., *The Major*

Transitions Revisited. Cambridge, MA: MIT Press.

Cook, R. E. 1980. “Reproduction by Duplication”. *Natural History* 89:
88-93.

Coyne, J. A. y Orr, H. A. 2004. *Speciation*. Sunderland, Sinauer Associates.

Cracraft, J. 1983. “Species Concepts and Speciation Analysis”. *Current Ornithology* 1:
159-87.

Craver, C. 2001. “Role Functions, Mechanisms and Hierarchy”. *Philosophy of Science* 68:
31-55.

— 2009. *Explaining the Brain*. Oxford, Oxford University Press.

Crick, F. 1958. “On Protein Synthesis”. *Symposia of the Society for Experimental Biology* 12:
138-63.

— 1970. “Central Dogma of Molecular Biology”. *Nature* 227:
561-63.

Cummins, R. 1975. “Functional Analysis”. *Journal of Philosophy* 72:
741-65.

Darwin, C. 1839. *Journal and Remarks,*
1832-1836
. (*Voyage of the Beagle*). Londres, Henry Colburn. [Ed. esp.: *Diario del viaje de un naturalista alrededor del mundo*, trad. Juan Mateos, Pozuelo de Alarcón. Miraguano(77), 2009].

1859. *On the Origin of Species by means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. Londres, John Murray [Ed. esp.: *El origen de las especies*, trad. Antonio Zulueta, Madrid, Espasa-Calpe, 1987].

— 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*.

Londres, John Murray. [Ed. esp.: *El origen del hombre*, trad. Joandomènec Ros, Barcelona, Crítica, 2009].

Darwin, E. 1794. *Zoonomia; or the Laws of Organic Life*, Parte 1. Londres, J. Johnson.

Dawkins, R. 1976. *The Selfish Gene*. Nueva York, Oxford University Press. [Ed. esp.: *El gen egoísta*, trad. Juana Robles Suárez, Barcelona, Labor, 1979].

— 1982. *The Extended Phenotype: The Long Reach of the Gene*. Nueva York, Oxford University Press. [Ed. esp.: *El fenotipo extendido: el largo alcance del gen*. Madrid, Capitán Swing, 2017].

— 1986. *The Blind Watchmaker: Why the Evidence of Evolution Reveals a Universe without Design*. Nueva York, Norton. [Ed. esp.: *El relojero ciego*, trad. Manuel Arroyo Fernández, Barcelona, Labor, 1988].

— 1995. *River Out of Eden: A Darwinian View of Life*. Nueva York, Basic Books. [Ed. esp.: *El río del Edén*, trad. Victoria Laporta, Madrid, Debate, 2000].

— 1998. *Unweaving the Rainbow*. Boston: Houghton Mifflin. [Ed. esp.: *Destejiendo el arco iris: ciencia, ilusión, y el deseo de asombro*, trad. Joandomènec Ros, Barcelona, Tusquets, 2002].

— 2004. *The Ancestors Tale: A Pilgrimage to the Dawn of Life*. Boston, Houghton Mifflin. [Ed. esp.: *El cuento del antepasado: un viaje a los albores de la evolución*, trad. Víctor V. Úbeda, Barcelona, Antoni Bosch Editor, 2010].

De Queiroz, K. 1999. "The General Lineage Concept of Species and the Defining Properties of the Species Category". En R. A. Wilson, (ed.), *Species: New Interdisciplinary Essays*. Cambridge, MIT Press.

De Vries, H. 1906. *Species and Varieties: Their Origin by Mutation*. Chicago, Open Court.

— 1909. “Variation”. En A. C. Seward, ed., *Darwin and Modern Science*. Cambridge, Cambridge University Press.

Deacon, T. W. 1998. *The Symbolic Species: The Co-evolution of Languaje and the Brain*. Nueva York, Norton.

Dennett, D. C. 1974. Why the Law of Effect Won’t Go Away. Reimpreso en *Brainstorms: Philosophical Essays on Mind and Psychology*. Cambridge, MA: MIT Press.

— 1981. *Brainstorms: Philosophical Essays on Mind and Psychology*. Cambridge, MA: MIT Press.

— 1987. *The Intentional Stance*. Cambridge, MA: MIT Press. [Ed. esp.: *La actitud intencional*, trad. Daniel Zadunaisky, Barcelona, Gedisa, 1998].

— 1995. *Darwin’s Dangerous Idea: Evolution and the Meanings of Life*. Nueva York, Simon & Schuster. [Ed. esp.: *La peligrosa idea de Darwin: evolución y significados de la vida*, trad. Cristóbal Pera Blanco-Morales, Barcelona, Galaxia-Gutenberg, 1999].

Devitt, M. 2008. “Resurrecting Biological Essentialism”. *Philosophy of Science* 75: 344-82.

Diderot, D. 1749/1992. “Letter on the Blind”. En J. H. Mason y R. Wokler, eds., *Diderot: Political Writings*. Cambridge, Cambridge University Press. [Ed. esp.: *Escritos politicos*, trad. Antonio Hermosa Andújar, Madrid, Centro de Estudios Constitucionales, 1989].

Djebali, S., Davis, C., *et al*. 2012. “Landscape of Transcription in Human Cells”. *Nature* 489: 101-8.

Dobzhansky, T. 1955. *Evolution, Genetics, and Man*. Nueva York, Wiley. [Ed. esp.: *Evolución*, trad. Francisco J. Ayala *et al*.,

Barcelona, Omega, 1980].

Doebeli, M. y Ispolatov, I. 2010. “A Model for the Evolutionary Diversification of Religions”. *Journal of Theoretical Biology* 267:
676-84.

Donaldson-Matasci, M. C., Bergstrom, C. T, y Lachmann, M. 2010. “The Fitness Value of Information”. *OIKOS* 119:
219-30.

Doolittle, W. F. y Bapteste, E. 2007. “Pattern Pluralism and the Tree of Life Hypothesis”. *Proceeding of the National Academy of Sciences* 104:
2043-49.

Downes, S. M. 2011. “Scientific Models”. *Philosophy Compass* 6:
757-64.

Downes, S. M. y Machery, E., eds. 2013. *Arguing about Human Nature: Contemporary Debates*. Londres, Routledge.

Dretske, F. I. 1981. *Knowledge and the flow of Information*. Cambridge, MA: MIT Press. [Trad. esp., *Conocimiento e información*, trad. Margarita Vicedo *et al.*, Barcelona, Salvat, 1987].

— 1988. *Explaining Behavior: Reasons in a World of Causes*. Cambridge, MIT Press.

Driesch, H. 1914. *The History and Theory of Vitalism*. Londres, Hesperides Press.

Dupré, J. 1993. *The Disorder of Things: Metaphysical Foundations of the Disunity of Science*. Cambridge, Harvard University Press.

— 1999. “On the Impossibility of a Monistic Account of Species”. En R. A. Wilson, ed., *Species: New Interdisciplinary Essays*. Cambridge, MA: MIT Press.

— 2001. *Human Nature and the Limits of Science*. Nueva York, Oxford University Press.

— 2006. *Humans and Other Animals*. Nueva York, Oxford University Press.

— 2012. *Processes of Life: Essays in the Philosophy of Biology*. Oxford, Oxford University Press.

Dupré, J. y O'Malley, M. A. 2009. "Varieties of Living Things: Life at the Intersection of Lineage and Metabolism". *Philosophy and Theory in Biology* 1:
1-24.

Durham, W. H. 1992. *Coevolution: Genes, Culture, and Human Diversity*. Palo Alto, Stanford University Press.

Edelman, G. M. 1987. *Neural Darwinism: The Theory of Neuronal Group Selection*. Nueva York, Basic Books.

Edgington, D. 2008. "Counterfactuals". *Proceedings of the Aristotelian Society* 108:
1-21.

Ehrlich, P. R. y Raven, P. H. 1969. "Differentiation of Populations". *Science* 165:
1228-33.

Ereshefsky, M. 1992. "Eliminative Pluralism". *Philosophy of Science* 59:
671-90.

— 1998. "Species Pluralism and Anti-Realism". *Philosophy of Science* 65:
103-20.

— 2010. "Microbiology and the Species Problem". *Biology and Philosophy* 25:
553-68.

Falk, R. 2009. *Genetic Analysis: A History of Genetic Thinking*. Cambridge, Cambridge University Press.

Fisher, R. A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford, Clarendon.

Folse, H. J. y Roughgarden, J. 2011. "What Is an Individual Organism? A Multilevel Selection Perspective". *Quarterly Review of Biology* 85: 447-72.

Forber, P. 2005. "On the Explanatory Roles of Natural Selection". *Biology and Philosophy* 20: 329-42.

Frank, S. A. 2012. "Natural Selection. IV. The Price Equation". *Journal of Evolutionary Biology* 25: 1002-19.

Franklin, L. R. 2007. "Bacteria, Sex, and Systematics". *Philosophy of Science* 74: 69-95.

Franklin-Hall, L. R. 2010. "Trashing Life's Tree". *Biology and Philosophy* 25: 689-709.

Frigg, R. 2010. "Models and Fiction". *Synthese* 172: 251-68.

Gallistel, C. R. y King, A. P. 2010. *Memory and the Computational Brain: Why Cognitive Science Will Transform Neuroscience*. Nueva York, Wiley-Blackwell.

Gardner, A. y Welch, J. J. 2011. "A Formal Theory of the Selfish Gene". *Journal of Evolutionary Biology* 24: 1801-13.

Gerstein, M. B., Can, B., Rozowsky, J., Deyou, Z., Du, J., Korbel, J., Emanuelsson, O., Zhang, Z., Weissman, S., y Snyder, M. 2007. "What Is a Gene, post-ENCODE? History and Updated Definition". *Genome Research* 17: 669-81.

Ghiselin, M. 1969. *The Triumph of the Darwinian Method*. Berkeley: University of California Press.

— 1974. “A Radical Solution to the Species Problem”. *Systematic Zoology* 23:
536-44.

— 1997. *Metaphysics and the Origin of Species*. Albany, State University of New York Press.

Giere, R. N. 1988. *Explaining Science: A Cognitive Approach*. Chicago, University of Chicago Press.

— 1999. *Science Without Laws*. Chicago, University of Chicago Press.

Gillespie, J. 1977. “Natural Selection for Variances in Offspring Numbers —A New Evolutionary Principle”. *American Naturalist* III:
1010-14.

Ginzburg, L. y Colyvan, M. 2004. *Ecological Orbits: How Planets Move and Populations Grow*. Nueva York, Oxford University Press.

Gleick, J. 2011. *The Information A History, a Theory, a Flood*. Nueva York, Pantheon. [Trad. esp. *La Información: historia y realidad*, trad. Juan Rabasseda y Teófilo de Lozoya, Barcelona, Crítica].

Glennan, S. 1996. “Mechanisms and the Nature of Causation”. *Erkenntnis* 44:
49-71.

— 2002. “Rethinking Mechanistic Explanation”. *Philosophy of Science* 69:
S342-53.

Godfrey-Smith, P. 1994. “A Modern History Theory of Functions”. *Nous* 28:
344-62.

— 1996. *Complexity and the Function of Mind in Nature*. Cambridge, Cambridge University Press.

— 2000. “On the Theoretical Role of “Genetic Coding””. *Philosophy of Science* 67:
26-44.

— 2001a. “Organism, Environment and Dialectics”. En R. Singh, C. Krimbas, D. Paul, y J. Beatty, eds., *Thinking about Evolution: Historical, Philosophical, and Political Perspectives*. Cambridge, Cambridge University Press.

— 2001b. “Three Kinds of Adaptationism”. En S. H. Orzack y E. Sober, eds., *Adaptationism and Optimality*. Cambridge, Cambridge University Press.

— 2006. “The Strategy of Model-Based Science”. *Biology and Philosophy* 21:
725-40.

— 2009. *Darwinian Populations and Natural Selection*. Oxford, Oxford University Press.

— 2010. “Causal Pluralism”. En C. Hitchcock y P. Menzies, eds., *Oxford Handbook of Causation*. Oxford, Oxford University Press.

— 2012. “Darwinism and Cultural Change”. *Philosophical Transactions of the Royal Society* B 367:
2160-70.

— 2013. “Darwinian Individuals”. En F. Bouchard y P. Huneman, eds., *From Groups to Individuals: Evolution and Emerging Individuality*. Cambridge, MIT Press.

Godfrey-Smith, P. y Kerr, B. 2009. “Selection in Ephemeral Networks”. *American Naturalist* 174:
906-11.

Gould, S. J. 1980. “Caring groups and Selfish Genes”. En *The Thumb: More Reflections in Natural History*
Panda’s
. Nueva York. Norton. [Ed. esp.: *El pulgar del panda*, trad. Antonio Resines, Barcelona, Crítica, 2006].

— 2002. “The Structure of Evolutionary Theory”. Cambridge, Belknap. [Ed. esp.: *La estructura de la teoría de la evolución*. Trad. Ambrosio García Leal. Barcelona. Busquets, 2004].

Gould, S. J. y Lewontin, R. C. 1979. “The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme”. *Proceedings of the Royal Society of London*, Series B 205:
581-98.
[Ed. esp.: “Las enjutas de San Marcos y el paradigma panglossiano: una crítica del programa adaptacionista”, *Investigación ambiental* 7(1): 81-95].

Gray, R. D., Greenhill, S. J., y Ross, R. M. 2007. “The Pleasures and Perils of Darwinizing Culture (with Phylogenies)”. *Biological Theory* 2:
360-75.

Griesemer, J. 2000. “The Units of Evolutionary Transition”. *Selection* 1:
67-80.

— 2005. “The Informational Gene and the Substantial Body: On the Generalization of Evolutionary Theory by Abstraction”. En M. Jones y N. Cartwright, eds., *Idealization XII: Correcting the Model, Idealization and Abstraction in the Sciences*. Amsterdam, Rodopi.

Griffiths, P. E. 1999. “Squaring the Circle: Natural Kinds with Historical Essences”. En R. A. Wilson, ed., *Species: New Interdisciplinary Essays*. Cambridge, MIT Press.

— 2001. “Genetic Information: A Metaphor in Search of a Theory”. *Philosophy of Science* 68:
394-412.

— 2002. “What Is Innateness?”. *The Monist* 85:
70-85.

Griffiths, P. E. y Gray, R. D. 1994. “Developmental Systems and Evolutionary Explanation”. *Journal of Philosophy* 91:

277-304.

Griffiths, P. E. y Stotz, K. 2007. “Gene”. En D. Hull y M. Ruse, eds., *Cambridge Companion for the Philosophy of Biology*. Cambridge, Cambridge University Press.

— 2013. *Genetics and Philosophy: An Introduction*. Cambridge, Cambridge University Press.

Güth, W, Schmittberger, R., y Schwarze, B. 1982. “An Experimental Analysis of Ultimatum Bargaining”. *Journal of Economic Behavior and Organization* 3:
367-88.

Haig, D. 1997. “The Social Gene”. En J. R. Krebs y N. B. Davies, eds., *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. 4th ed. Londres, Blackwell.

— 2012. “The Strategic Gene”. *Biology and Philosophy* 27:
161-79.

Haldane, J. B. S. 1932. *The Causes of Evolution*. Londres, Longmans, Green.

Hamilton, W. D. (1964). “The Genetical Evolution of Social Behaviour I, II”. *Journal of Theoretical Biology* 7:
1-16,
7-64.

— 1975. “Innate Social Aptitudes of Man: An Approach from Evolutionary Genetics”. En R. Fox, ed., *Biosocial Anthropology*. Londres, Malaby Press.

— 1998. *Narrow Roads of Gene Land Vol. I: Evolution of Social Behavior*. Oxford, Oxford University Press.

Harman, O. 2011. *The Price of Altruism: George Price and the Search for the Origins of Kindness*. Nueva York, Norton.

Harms, W. 2004. “Primitive Content, Translation, and the Emergence of Meaning in Animal Communication”. En D. K. Oller y U. Griebel (eds.), *Evolution of Communication Systems:*

A Comparative Approach. Cambridge, MIT Press.

Harper, J. 1977. *Population Biology of Plants*. Caldwell, NJ: Blackburn Press.

Hempel, C. 1966. *Philosophy of Natural Science*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall. [Ed. esp.: *Filosofía de la ciencia natural*, trad. Alfredo Deaño, Madrid, Alianza, 1999].

Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. Trad. D. David y R. Zangerl. Urbana, University of Illinois Press(78). [Ed. esp.: *Elementos de una sistemática filogenética*, trad. Esteban Hasson, Buenos Aires, Eudeba, 1968].

Henrich, J., Boyd, R., Bowles, S., Camerer, C., Fehr, E., y Gintis, II., eds. 2004. *Foundations of Human Sociality: Economic Experiments and Ethnographic Evidence from Fifteen Small-Scale Societies*. Nueva York, Oxford University Press.

Hey, J. 2011. "Regarding the Confusion between the Population Concept and
Mayr's
"Population Thinking"". *Quarterly Review of Biology* 86:
253-64.

Heyes, C. 2012. "Grist and Mills: On the Cultural Origins of Cultural Learning". *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 367:
2181-91.

Hodgson, G. M. y Knudsen, T. 2010. *Conjecture: The Search for General Principles of Social and Economic Evolution*
Darwin's
. Chicago, University of Chicago Press.

Hölldobler, B. y Wilson, E. O. 2008. *The Superorganism: the Beauty, Elegance and Strangeness of Insect Societies*. Nueva York, Norton. [Ed. esp.: *El superorganismo: belleza y elegancia de las asombrosas sociedades de insectos*, trad. Elena Marengo, Madrid, Katz, 2014].

Horwich, P. 1990. *Truth*. Nueva York, Oxford University Press.

Hull, D. L. 1970. “Contemporary Systematic Philosophies”. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:19-54.

— 1976. “Are Species Really Individuals?”. *Systematic Zoology* 25: 174-91.

— 1980. “Individuality and Selection”. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 311-32.

— 1986. “On Human Nature”. *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association* 2: 3-13.

— 1988. *Science as a Process: An Evolutionary Account of the Social and Conceptual Development of Science*. Chicago, University of Chicago Press.

Hull, D. L., Langman, R. E., y Glenn, S. S. 2001. “A General Analysis of Selection”. *Behavioral and Brain Sciences* 24: 511-73.

Hume, D. 1739. *A Treatise of Human Nature: Being an Attempt to Introduce the Experimental Method of Reasoning into Moral Subjects*. Londres, J. Noon. [Ed. esp.: *Tratado de la naturaleza humana*, trad. Félix Duque, Madrid, Tecnos, 1988].

Huneman, P., ed. 2012. *Functions: Selection and Mechanisms*. Dordrecht, Springer.

Huxley, J. 1912. *The Individual in the Animal Kingdom*. Cambridge, Cambridge University Press. [Ed. esp.: *El individuo en el reino animal*, trad. J. Gómez Paz y T. Efrón. Buenos Aires, Pleamar, 1932].

— 1942. *Evolution: The Modern Synthesis*. Londres, Allen & Unwin. [Ed. esp.: *La evolución: síntesis moderna*, trad. Felipe Jiménez de Asúa, Buenos Aires, Losada, 1965].

Huxley, T. H. 1852. “Upon Animal Individuality”. *Proceedings of the Royal Institution of Great Britain* 1:
184-89.

Istrail, S., De-Leon, S., y Davison, E. 2007. “The Regulatory Genome and the Computer”. *Developmental Biology* 310:
187-95.

Jablonka, E. y Lamb, M. 2005. *Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. Cambridge, MIT Press.

Jackson, J., Buss, L. y Cook, R. eds. 1985. *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. New Haven. Yale University Press.

Jacob, F. y Monod, J. 1961 “Genetic Regulatory Mechanisms in the Synthesis of Proteins”. *Journal of Molecular Biology* 3:
318-56.

James, W. 1907. *Pragmatism, a New Name for Some Old Ways of thinking: Popular Lectures on Philosophy*. Nueva York, Longmans, Green. [Ed. esp.: *Pragmatismo: un nuevo nombre para viejas formas de pensar*, trad. Ramón del Castillo, Madrid, Alianza, 2016].

Janzen, D. H. 1977. “What Are Dandelions and Aphids?”. *American Naturalist* 111:
586-89.

Jerne, N. K. 1955. “The Natural Selection Theory of Antibody Formation”. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 41:
849-57.

Johannsen, W. 1909. *Elemente der exakten erblichkeitslehre*. Jena, Gustav Fischer.

Jones, C. G., Lawton, J. H., y Shachak, M. 1994. “Organisms as Ecosystem Engineers”. *Oikos* 69:
373-86.

Judson, H. F. 1996. *The Eighth Day of Creation: Makers of the Revolution in Biology*. 25th Anniversary ed. Cold Spring Harbor, Cold Spring Harbor Laboratory Press. [Ed. esp.: *El octavo día de la creación*. México D. F., Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, 1987].

Kant, I. 1790/1987. *Critique of Judgment*. Trad. W. S. Pluhar. Indianapolis, Hackett. [Ed. esp.: *Crítica del juicio*, trad. Manuel García Morente, Madrid, Tecnos, 2007].

Kay, L. 2000. *Who Wrote the Book of Life? A History of the Genetic Code*. Palo Alto, Stanford University Press.

Kerr, B. y Godfrey-Smith, P. 2002. "Individualist and Multi-Level Perspectives on Selection in Structured Populations". *Biology and Philosophy* 17: 477-517.

Kerr, B., Godfrey-Smith, P., y Feldman, M. 2004. "What Is Altruism?". *Trends in Ecology and Evolution* 19: 135-40.

Kingsland, S. E. 1995. *Modeling Nature: Episodes in the History of Population Ecology*. Chicago, University of Chicago Press.

Kirk, D. L. 1998. *Volvox: Molecular-Genetic Origins of Multicellularity and Cellular Differentiation*. Cambridge, Cambridge University Press.

Kitcher, P. 1984. "Species". *Philosophy of Science* 51: 308-33.

— 2011. *The Ethical Project*. Cambridge, Harvard University Press.

Koch, C. 1999, *Biophysics of Computation: Information Processing in Single Neurons*. Nueva York, Oxford University Press.

Krugman, P. 2009. "How Did Economists Get It So Wrong?". *New York Times*, 2 de septiembre.

Kuhn, S. 2009. "Prisoner's Dilemma". En E. N. Zalta, ed., *Stanford Encyclopedia of Philosophy*. 2009 ed. http://plato.stanford.edu/

archives/spr2009/entries/prisoner-dilemma/.

Lamarck, J.-B. 1809/2011. *Zoological Philosophy: An Exposition with Regard to the Natural History of Animals*. Trad. H. S. R. Elliott. Cambridge, Cambridge University Press. [Ed. esp.: *Filosofía zoológica*, trad. Nuria Vidal Díaz, Barcelona, Mateu, 1971].

Langton, R. y Lewis, D. 1998. “Defining “Intrinsic””. *Philosophy and Phenomenological Research* 58:
333-45.

Laublichler, M. y Maienschein, J., eds. 2009. *From Embryology to A History of Developmental Evolution*
Evo-Devo:
. Cambridge, MIT Press.

Lem, S. 1961/1970. *Solaris*. Trad. J. Kilmartin y S. Cox. Nueva York, Walker. [Ed. esp.: *Solaris*, trad. Joanna Orzechowska, Madrid, Impedimenta, 2011].

Levins, R. 1966. “The Strategy of Model Building in Population Biology”. *American Scientist* 54:
421-31.

— 1970. “Complexity”. En C. H. Waddington, ed., *Towards a Theoretical Biology*, vol. 3. Edinburgh University of Edinburgh Press.

Levins, R. y Lewontin, R. C. 1985. *The Dialectical Biologist*. Cambridge, Harvard University Press.

Levy, A. 2010. “Information in Biology: A Fictionalist Account”. *Nous* 45:
640-57.

— 2013. “Three Kinds of New Mechanism”. *Biology and Philosophy* 28:
99-114.

Lewens, T. 2006. *Darwin*. Londres, Routledge.

— 2009. “What’s Wrong with Typological Thinking?”. *Philosophy of Science* 79:
355-71.

— 2010. “Natural Selection Then and Now”. *Biological Reviews* 85: 829-35.

— 2012. “Pheneticism Reconsidered”. *Biology and Philosophy* 27: 159-77.

Lewis, D. K. 1969. *Convention: A Philosophical Study*. Cambridge, Harvard University Press.

— 2000. “Causatlon as Influence”. *Journal of Philosophy* 97: 182-97.

Lewontin, R. C. 1970. “The Units of Selection”. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:
1-18.

— 1981. **Biology as Ideology: The Doctrine of DNA**. Nueva York, Harper Perennial.

— 1983. “The Organism as the Subject and Object of Evolution”. En R. Levins y R. C. Lewontin, eds., *The Dialectical Biologist*. Cambridge, Harvard University Press.

— 1985. “Adaptation”. En R. Levins y R. C. Lewontin, eds., *The Dialectical Biologist*. Cambridge, Harvard University Press.

Lewontin, R. C. 1991. *Biology as Ideology: The Doctrine of DNA*. Nueva York, Harper Collins.

Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae Per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, Cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*, 10th ed. Stockholm, Laurentius Salvius.

Lloyd, E. A. 1988. *The Structure and Confirmation of Evolutionary Theory*. Westport Greenwood.

— 2001. “Units and Levels of Selection: An Anatomy of the Units of

Selection Debates". En R. Singh, C. Krimbas, D. Paul, y J. Beatty, eds., *Thinking about Evolution: Historical, Philosophical, and Political Perspectives*. Cambridge, Cambridge University Press.

Lovejoy, A. O. 1936. *The Great Chain of Being: A Study of the History of an Idea*. Cambridge, Harvard University Press. [Ed. esp.: *La gran cadena del ser. Historia de una idea*, trad. Antonio Desmont, Barcelona, Icaria, 1983].

Lovelock, J. 2000. *Gaia: A New Look at Life on Earth*, 3rd ed. Nueva York, Oxford University Press. [Ed. esp.: *Gaia, una nueva visión de la vida sobre la tierra*, trad. Alberto Jiménez Rioja, Barcelona, Orbis, 1988].

Lyell, C. 1830. *Principles of Geology*. Londres, John Murray. [Ed. esp.: *Elementos de geología*, trad. Joaquín Ezquerra del Bayo, Madrid, Sociedad Geológica de España 1998].

Machamer, P. Darden, L., y Craver, C. 2000. "Thinking about Mechanisms". *Philosophical Psychology* 67:
1-25.

Machery, E. 2008. "A Plea for Human Nature". *Philosophical Psychology* 21:
321-30.

Mallet, J. 1995. "A Species Definition for the Modern Synthesis". *Trends in Ecology and Evolution* 10:
249-99.

Malthus, T. R. 1798. *An Essay on the Principle of Population*. Londres, J. Johnson. [Ed. esp.: *Primer ensayo sobre la población*, trad. Patricio de Azcárate, Madrid, Alianza, 1984].

Matthewson, J. y Calcott, B. 2011. "Mechanistic Models of Population-Level Phenomena". *Biology and Philosophy* 26:
737-56.

Matthewson, J. y Weisberg, M. 2009. "The Structure of Tradeoffs in Model Building". *Synthese* 170:
169-90.

Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge, Cambridge University Press.

— 1987. "How to Model Evolution". En J. Dupré, ed., *The Latest on the Best: Essays on Evolution and Optimality*. Cambridge, MIT Press.

— 2000. "The Concept of Information in Biology". *Philosophy of Science* 67:
177-94.

Maynard Smith, J. y Price, G. R. 1973. "The Logic of Animal Conflict". *Nature* 246:
15-18.

Maynard Smith, J. y Szathmáry, E. 1995. *The Major Transitions in Evolution*. Nueva York, Oxford University Press.

Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist*. Cambridge, Harvard University Press.

— 1959. "Darwin and the Evolutionary Theory in Biology". En B. J. Meggers, ed., *Evolution and Anthropology: A Centennial Appraisal*. Washington, DC: Anthropological Society of Washington.

— 1969. *Principles of Systematic Zoology*. Nueva York, McGraw-Hill.

McOuat, G. 2009. "The Origins of "Natural Kinds": Keeping "Essentialism" at Bay in the Age of Reform". *Intellectual History Review* 19:
211-30.

McLaughlin, B. 1992. "The Rise and Fall of British Emergentism". En A. Beckermann, H. Flohr, y J. Kim, eds., *Emergence or Reduction?* Berlín: Walter de Gruyter.

McShea, D. 1991. "Complexity and Evolution: What Everybody Knows". *Biology and Philosophy* 6:
303-24.

McShea, D. W. y Brandon, R. N. 2010. *First Law: The Tendency for Diversity and Complexity to Increase in Evolutionary Systems Biology's*
. Chicago. University of Chicago Press Books.

Medin. D. y Atran, S. eds. 1999. *Folkbiology*. Cambridge, Bradford.

Meehan, C. J., Olson, E. J., Reudink, M. W., Kyser, T. K. y Curry, R. L. 2009. "Herbivory in a Spider through Exploitation of an Ant-Plant Mutualism". *Current Biology* 19:
892-93.

Mesoudi, A., Whiten, A., y Laland, K. N. 2006. "Towards a Unified Science of Cultural Evolution". *Behavioral and Brain Sciences* 29:
329-83.

Michod, R. E. 1999. *Darwinian Dynamics: Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality*. Princeton: Princeton University Press.

Michod, R. E. y Sanderson, M. 1985. "Behavioural Structure and the Evolution of Social Behavior". En P. J. Greenwood y M. Slatkin, eds., *Evolution —Essays in Honour of John Maynard Smith*. Cambridge, Cambridge University Press.

Millikan, R. G. 1984. *Language, Thought and Other Biological Categories: New Foundations for Realism*. Cambridge, MIT Press.

— 2004. *Varieties of Meaning: The 2002 Jean Nicod Lectures*. Cambridge, MIT Press.

Mills, S. K. y Beatty, J. H. 1979. "The Propensity Interpretation of Fitness". *Philosophy of Science* 46:
263-386.

Millstein, R. L. 2006. "Natural Selection as a Population-Level Causal Process". *British Journal for the Philosophy of Science* 574:
627-53.

Mishler, B. D. 1999. “Getting Rid of Species”. En R. A. Wilson, ed., *Species: New Interdisciplinary Essays*. Cambridge, MIT Press.

Mitchell, S. 2000. “Dimensions of Scientific Law”. *Philosophy of Science* 67: 242-65.

Mitton, J. B. y Grant, M. C. 1996. “Genetic Variation and the Natural History of Quaking Aspen”. *BioScience* 46: 25-31.

Moss, L. 2002. *What Genes Do Can’t*. Cambridge, MIT Press.

Nagel, T. 2012. *Mind and Cosmos: Why the Materialist New-Darwinian Conception of Nature Is Almost Certainly False*. Nueva York, Oxford University Press. [Ed. esp.: *La mente y el cosmos: por qué la concepción neodarwinista materialista de la naturaleza es, casi con certeza, falsa*, trad. Francisco Rodríguez Valls, Madrid, Biblioteca Nueva, 2014].

Nanney, D. L. 1958. “Epigenetic control Systems”. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 44:712-17.

Neander, K. 1991. “The Teleological Notion of “Function””. *Australasian Journal of Philosophy* 69: 454-68.

— 1995. “Pruning the Tree of Life”. *British Journal for the Philosophy of Science* 46: 59-80.

Nowak, M. A. 2006a. *Evolutionary Dynamics: Exploring the Equations of Life*. Cambridge, Harvard University Press.

— 2006b. “Five Rules for the Evolution of Cooperation”. *Science* 314: 1560-63.

O’Hara, R. J. 1991. “Representations of the Natural System in the

Nineteenth Century”. *Biology and Philosophy* 6:
255-74.

Odling-Smee, F. J., Laland, K. N., y Feldman, M. W. 2003. *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*. Princeton, Princeton University Press.

Okasha, S. 2002. “Darwinian Metaphysics: Species and the Question of Essentialism”. *Synthese* 131:
191-213.

— 2006. *Evolution and the Levels of Selection*. Nueva York, Oxford University Press.

Orzack, S. y Sober, E., eds. 2001. *Adaptationism and Optimality*. Cambridge, Cambridge University Press.

Oyama, S. 1985. *The Ontogeny of Information: Developmental Systems and Evolution*. Cambridge, Cambridge University Press.

— 2000. *Evolutions Eye: A Systems View of the Biology-Culture Divide*. Durham, Duke University Press.

Oyama, S., Griffiths, P. E., y Gray, R. D., eds. 2001. *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*. Cambridge, MIT Press.

Paley, W. 1802/2006. *Natural Theology; Or, Evidences of the Existence and Attributes of the Deity*. Nueva York, Oxford University Press. [Ed. esp.: *Teología natural*, trad. J. L. de Villanueva, Nashville, Casa de publicaciones de la Iglesia Metodista Episcopal del Sur, 1892].

Pearce, T., en prensa, “The Dialectical Biologist, circa 1890: John Dewey and the Oxford Hegelians”. *Journal of the History of Philosophy*.

Pearl, J. 2000. *Causality: Models, Reasoning, and Inference*. Cambridge, Cambridge University Press.

Pepper, J. W. y Herron, M. D. 2008. “Does Biology Need an Organism Concept?”. *Biological Reviews* 8:

621-27.

Pigliucci, M. y Kaplan, J. 2003. “On the Concept of Biological Race and Its Applicability to Humans”. *Philosophy of Science* 70: 1161-72.

Pinker, S. 2002. *The Blank Slate: The Modern Denial of Human Nature*. Nueva York, Viking. [Ed. esp.: *La tabla rasa: la negación moderna de la naturaleza humana*, trad. Roc Filella Escolà, Barcelona, Paidós, 2005].

Pittendrigh, C. S. 1958. “Adaptation, Natural Selection, and Behavior”. En A. Roe y G. G. Simpson, eds., *Behavior and Evolution*. New Haven, Yale University Press.

Popper, K. 1959. *The Logic of Scientific Discovery*. Londres, Routledge. [Ed. esp.: *La lógica de la investigación científica*, trad. Víctor Sánchez de Zavala, Madrid, Tecnos, 1980].

Portin, P. 2002. “Historical Development of the Concept of the Gene”. *Journal of Medicine and Philosophy* 27: 257-86.

Pradeu, T. 2010. “What Is an Organism? An Immunological Answer”. *History and Philosophy of the Life Sciences* 32: 247-68.

— 2012. *The Limits of the Self: Immunology and Biological Identity*. Nueva York, Oxford University Press.

Price, G. R. 1970. “Selection and Covariance”. *Nature* 227: 520-21.

— 1972. “Extension of Covariance Selection Mathematics”. *Annals of Human Genetics* 35: 485-90.

Prinz, J. 2012. *Beyond Human Nature: How Culture and Experience Shape the Human Mind*. Nueva York, Norton.

Provine, W. B. 1971. *The Origins of Theoretical Population Genetics*. Chicago, University of Chicago Press.

Ptashne, M. y Gann, A. 2001. *Genes and Signals*. Cold Spring Harbor, Cold Spring Harbor Laboratory Press.

Puzo, M. y Coppola, F. F. 1972. *The Godfather*. Guion de cine.

Queller, D. C. 1985. “Kinship, Reciprocity and Synergism in the Evolution of Social Behaviour”. *Nature* 318: 366-67.

— 1997. “Cooperators since Life Began (A Review of The Major Transitions in Evolution, by J. Maynard Smith and E. Szathmáry)”. *Quarterly Review of Biology* 72: 184-88.

Queller, D. C. y Strassman, J. 2009. “Beyond Society: The Evolution of Organismality”. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364: 3143-55.

Richerson, P. J. y Boyd, R. 2005. *Not by Genes Alone: How Culture Transformed Human Evolution*. Chicago, University of Chicago Press.

Ridley, M. 2007. *Evolution*. Nueva York, Wiley.

Rogers, D. S. y Ehrlich, P. R. 2008. “Natural Selection and Cultural Rates of Change”. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 105: 3416-20.

Rosenberg, A. y Kaplan, D. M. 2005. “How to Reconcile Physicalism and Antireductionism about Biology”. *Philosophy of Science* 72: 43-68.

Santelices, B. 1999. “How Many Kinds of Individuals Are There?”. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 152-55.

Sartre, J.-P. 1946/1956. *Existentialism Is a Humanism*. Reimpreso en W. Kaufman, ed., *Existentialism from Dostoyevsky to Sartre*. Nueva York, Penguin. [Ed. esp.: *El existencialismo es un*

humanismo, trad. Victoria Prati de Fernández, Barcelona, Orbis, 1984].

Schlichting, C. D. y Pigliucci, M. 1998. *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*. Sunderland, Sinauer Associates.

Schmalhausen, I. I. 1949. *Factors of Evolution: The Theory of Stabilizing Selection*. Philadelphia, Blankston.

Schweber, S. 1977. "The Origin of the "Origin" Revisited". *Journal of the History of Biology* 10:
229-316.

Seabright, P. 2010. *The Company of Strangers: A Natural History of Economic Life*. Rev. ed. Princeton, Princeton University Press.

Searcy, W. y Nowicki, S. 2006. *The Evolution of Animal Communication*. Princeton, Princeton University Press.

Sellars, W. 1962. Philosophy and the Scientific Image of Man. En R. Colodny, ed., *Frontiers of Science and Philosophy*. Pittsburgh: University of Pittsburgh Press. [Ed. esp.: *La filosofía y la imagen científica del hombre*, en: Ciencia, Percepción y realidad, Madrid, Tecnos, 1971].

Shannon, C. E. 1948. "A Mathematical Theory of Communication". *Bell System Technical Journal* 21:
379-423,
623-56.
[Ed. esp.: *Teoría matemática de la comunicación*, ed. Santiago Montes Mozo, Madrid, Forja, 1981].

Shea, N. 2007. "Representation in the Genome, and in Other Inheritance Systems". *Biology and Philosophy* 22:
313-31.

— 2012. "Two Modes of Transgenerational Informal in Transmission". En K. Sterelny, R. Joyce, B. Calcott, y B Fraser, eds., *Cooperation and Its Evolution*. Cambridge, MIT Press.

Skinner, B. F. 1974. *About Behaviorism*. Nueva York, Knopf

Doubleday. [Ed. esp.: *Sobre el conductismo*, trad. Fernando Barrera, Barcelona, Planeta, 1986].

Skipper, R. A. y Millstein, R. L. 2005. "Thinking about Evolutionary Mechanisms: Natural Selection". *Studies in History and Philosophy of Science Part C* 36:
327-47.

Skrupskelis, I. 2007. "Evolution and Pragmatism: An Unpublished Letter of William James". *Transactions of the Charles S. Peirce Society* 43:
745-52.

Skyrms, B. 1980. *Causal Necessity*. New Haven, Yale University Press.

— 1996. *Evolution of the Social Contract*. Cambridge, Cambridge University Press.

— 2004. *The Stag Hunt and the Evolution of Social Structure*. Cambridge, Cambridge University Press. [Ed. esp.: *La caza del ciervo y la evolución de la estructura social*, trad. Xavier Zambrano, Barcelona, Melusina, 2007].

— 2010. *Signals: Evolution, Learning, and Information*. Nueva York, Oxford University Press.

Smart, J. J. C. 1959. "Can Biology Be an Exact Science?". *Synthese* 11:
359-68.

Smith, A. 1776. *The Wealth of Nations*. Londres, W. Strahan and T. Cadell. [Ed. esp.: *La riqueza de las naciones: (libros y selección de los libros I*
I-II-III
V y V)
, trad. Carlos Rodríguez Braun, Madrid, Alianza, 1994].

Sober, E. 1980. "Evolution, Population Thinking, and Essentialism". *Philosophy of Science* 47:
350-83.

— 1984. *The Nature of Selection: Evolutionary Theory in Philosophical Focus*. Cambridge, Bradford Books.

— 1993. *Philosophy of Biology*. Boulder, Westview Press.

— 1997. "Two Outbreaks of Lawlessness in Recent Philosophy of Biology". *Philosophy of Science* 64:
S458-67.

— 2001. "The Two Faces of Fitness". En R. Singh, C. Krimbas, D. Paul, y J. Beatty, eds., *Thinking about Evolution: Historical, Philosophical, and Political Perspectives*. Cambridge, Cambridge University Press.

— 2011. *Did Darwin Write the Origin Backwards?* Nueva York, Prometheus Books.

Sober, E. y Lewontin, R. C. 1982. "Artifact, Cause and Genic Selection". *Philosophy of Science* 49:
157-80.

Sober, E. y Wilson, D. S. 1998. *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*. Cambridge, Harvard University Press.

Sokal, R. y Sneath, P. 1963. *Principles of Numerical Taxonomy*. San Francisco, W. H. Freeman.

Spencer, H. 1864. *Principles of Biology*, vol. 1. Londres, Williams and Norgate.

Sperber, D. 1996. *Explaining Culture: A Naturalistic Approach*. Oxford, Blackwell. [Ed. esp.: *Explicar la cultura: un enfoque naturalista*, trad. P. Manzano, Madrid, Morata, 1996].

— 2000. "An Objection to the Memetic Approach to Culture". En R. Aunger, ed., *Darwinizing Culture: The Status of Memetics*. Nueva York, Oxford University Press.

Stegmann, U., ed. 2013. *Animal Communication Theory: Information and Influence*. Cambridge, Cambridge University Press.

Sterelny, K. 2003. *Thought in a Hostile World: The Evolution of Human Cognition*. Oxford, Blackwell.

— 2011. "Darwinian Spaces: Peter Godfrey-Smith on Selection and Evolution". *Biology and Philosophy* 26: 489-500.

— 2012. *The Evolved Apprentice: How Evolution Made Humans Unique*. Cambridge, MIT Press.

— En prensa. "Cooperation, Culture and Conflict". *British Journal for the Philosophy of Science*.

Sterelny, K. y Griffiths, P. E. 1998. *Sex and Death: An Introduction to Philosophy of Biology*. Chicago, University of Chicago Press.

Sterelny, K. y Kitcher, P. S. 1989. "The Return of the Gene". *Journal of Philosophy* 85: 339-61.

Sterelny, K., Smith, K. C., y Dickison, M. 1996. "The Extended Replicator". *Biology and Philosophy* 11: 377-403.

Stott, R. 2012. *Darwin's Ghosts: The Secret History of Evolution*. Nueva York, Spiegel & Grau.

Taylor, P. D., y Jonker, I. 1978. "Evolutionary Stable Strategies and Game Dynamics". *Mathematical Biosciences* 40: 145-56.

Templeton, A. R. 1989. "The Meaning of Species and Speciation: A Genetic Perspective". En D. Otte y J. A. Endler, eds., *Speciation and Its Consequences*. Sunderland, Sinauer.

Thompson, M. 2004. "Apprehending Human Form". *Royal Institute of Philosophy Supplement* 54: 47-74.

Thorndike, E. L. 1911. *Animal Intelligence*. Nueva York, Macmillan.

Tomasello, M. 1999. *The Cultural Origins of Human Cognition*. Cambridge, MA: Harvard University Press. [Ed. esp.: *Los orígenes culturales de la cognición humana*, trad. Alfredo Negrotto, Buenos Aires, Amorrortu, 2007].

— 2008. *Origins of Human Communication*. Cambridge, MIT Press. [Ed. esp.: *Los orígenes de la comunicación humana*, trad. Elena Marengo, Buenos Aires, Katz, 2013].

— 2009. *Why We Cooperate*. Cambridge, MIT Press. [Ed. esp.: *¿Por qué cooperamos?*, trad. Elena Marengo, Buenos Aires, Katz, 2010].

Toon, A. 2012. *Models as Make-Believe: Imagination, Fiction and Scientific Representation*. Houndmills, Palgrave Macmillan.

Trivers, R. L. 1971. "The Evolution of Reciprocal Altruism". *Quarterly Review of Biology* 46: 35-57.

Turchin, P. 2001. "Does Population Ecology Have General Laws?". *OIKOS* 94: 17-26.

Turing, A. M. 1936. "On Computable Numbers, with an Application to the Entscheidungsproblem". *Proceedings of the London Mathematical Society* 42: 230-65.

Ursell, L. K., Clemente, J. C., Rideout, J. R., Gevers, D., Caporaso, J. G., y Knight, R. 2012. "The Interpersonal and Intrapersonal Diversity of Human-Associated Microbiota in Key Body Sites". *Journal of Allergy and Clinical Immunology* 129: 1204-8.

Van Valen, L. 1976. "Ecological Species, Multispecies, and Oaks". *Taxon* 25: 233-39.

Velasco, J. 2012. "The future of Systematics: free thinking without the Tree". *Philosophy of Science* 79:

624-36.

Von Frisch, K. 1993. *The Dance Language of Bees*. Trad. I. Chadwick. Cambridge, MA: Harvard University Press. [Ed. esp.: *La vida de las abejas*, trad. Claudia Schaffer Mueller, Barcelona, Labor, 1979].

Waddington, C. H. 1942. “Canalization of Development and the Inheritance of Acquired Characters”. *Nature* 150:
563-65.

Wagner, G. P. En prensa. *Homology, Genes and Evolutionary Innovation*. (Princeton, Princeton University Press).

Wallace, A. R. 1858. “On the Tendency of Varieties to Depart Indefinitely from the Original Type”. *Proceedings of the Linnaean Society of London* 3:
53-62.

Walsh, D. M., Lewens, T., y Ariew, A. 2002. “The Trials of Life: Natural Selection and Random Drift”. *Philosophy of Science* 69:
452-73.

Waters, C. K. 1994. “Genes Made Molecular”. *Philosophy of Science* 61:
163-85.

— 1998. “Causal Regularities in the Biological World of Contingent Distributions”. *Biology and Philosophy* 13:
5-36.

— 2007. “Causes That Make a Difference”. *Journal of Philosophy* 104:
551-79.

Watson, J. D. y Crick, F. H. C. 1953. “A Structure for Deoxyribose Nucleic Acid”. *Nature* 171:
737-38.

Weatherson, B. 2006. “Intrinsic vs. Extrinsic Properties”. En E. N. Zalta, ed., *Stanford Encyclopedia of Philosophy*. Fall 2006 ed. http://plato">http://plato.stanford.edu/archives/fall2006/

entries/intrinsic-extrinsic/.

Weibull, J. 1995. *Evolutionary Game Theory*. Cambridge, MIT Press.

Weisberg, M. 2007a. “Three Kinds of Idealization”. *Journal of Philosophy* 104:
639-59.

— 2007b. “Who Is a Modeler?”. *British Journal for Philosophy of Science* 58:
207-33.

— 2013. *Simulation and Similarity: Using Models to Understand the World*. Nueva York, Oxford University Press.

Weisberg, M. y Reisman, K. 2008. “The Robust Volterra Principle”. *Philosophy of Science* 75:
106-31.

West, G. B., Brown, J. H., y Enquist, B. J. 1997. “A General Model for the Origin of Allometric Scaling Laws in Biology”. *Science* 276:
122-26.

West, S. A., Griffin, A. S., y Gardner, A. 2007, “Social Semantics: Altruism, Cooperation, Mutualism, Strong Reciprocity and Group Selection”. *Journal of Evolutionary Biology* 20:
415-32.

West-Eberhard, M. J. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. Nueva York, Oxford University Press.

— 2005. “Developmental Plasticity and the Origin of Species Differences”. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102:
6543-49.

Wilkins, J. S. 2009. *Species: A History of the Idea*. Berkeley, University of California Press.

Wilson, R. A., ed. 1999. *Species: New Interdisciplinary Essays*.

Cambridge, MIT Press.

Williams, G. C. 1966. *Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought*. Princeton, Princeton University Press.

— 1992. *Natural Selection: Domains, Levels and Challenges*. Nueva York, Oxford University Press.

Wilson, D. S. 2002. *Darwin's Cathedral: Evolution, Religion, and the Nature of Society*. Chicago, University of Chicago Press.

Wilson, E. O. y Bossert, W. H. 1971. *A Primer of Population Biology*. Sunderland: Sinauer Associates.

Wilson, R. A., Barker, M. J., y Brigandt, I. 2007. "When Traditional Essentialism Fails". *Philosophical Topics* 35: 189-215.

Wimsatt, W. C. 1980. "Reductionists Research Strategies and Their Biases in the Units of Selection Controversy". En T. Nickles, ed., *Scientific Discovery Vol. II: Case Studies*. Dordrecht: Reidel.

— 2006. "Aggregate, Composed, y Evolved Systems: Reductionistic Heuristics as Means to More Holistic Theories". *Biology and Philosophy* 21: 667-702.

— 2007. *Piecewise Approximations to Reality: Engineering a Philosophy of Science for Limited Beings*(79). Cambridge, Harvard University Press.

Winsor, M. P. 2006. "The Creation of the Essentialism Story: An Exercise in Metahistory". *History and Philosophy of the Life Sciences* 28: 149-74.

Woodward, J. 2001. "Law and Explanation in Biology: Invariance Is the Kind of Stability That Matters". *Philosophy of Science* 68: 1-20.

— 2003. *Making Things Happen: A theory of Causal Explanation*.

Oxford, Oxford University Press.

— 2006. “Sensitive and Insensitive Causation”. *Philosophical Review* 115:
1-50.

Wrangham, R. 2010. *Catching Fire. How Cooking Made Us Human*. Nueva York, Basic Books. [Ed. esp.: *En llamas: cómo cocinar nos hizo humanos*, trad. Pablo Hermida, Madrid, Capitán Swing, 2019].

Wright, L. 1973. “Functions”. *Philosophical Review* 82:
139-68.

— 1976. *Teleological Explanations: An Etiological Analysis of Goals and Functions*. Berkeley, University of California Press.

Wright, S. 1931. “Evolution in Mendelian Populations”. *Genetics* 16:
97-159.

— 1932. “The Roles of Mutation, Inbreeding, Crossbreeding and Selection in Evolution”. *Proceedings of the Sixth International Congress of Genetics* 1:
356-66.



PETER GODFRE-SMTIH (1965) es un filósofo de la ciencia y escritor australiano, que actualmente es profesor de Historia y Filosofía de la Ciencia en la Universidad de Sídney. Trabaja principalmente en filosofía de la biología y filosofía de la mente, y también tiene intereses en la filosofía general de la ciencia, el pragmatismo (especialmente el trabajo de John Dewey) y algunas partes de la metafísica y la epistemología. Godfrey-Smith fue elegido miembro de la Sociedad Filosófica Estadounidense en 2022.

Nacido en Australia en 1965, Godfrey-Smith recibió un doctorado en filosofía de la Universidad de California en San Diego en 1991 bajo la supervisión de Philip Kitcher. Anteriormente enseñó en la Universidad de Harvard, la Universidad de Stanford, la Universidad Nacional Australiana y el Centro de Graduados de CUNY. Godfrey-Smith recibió el Premio Lakatos por su libro de 2009, *Darwinian Populations and Natural Selection*, que analiza los fundamentos filosóficos de la teoría de la evolución.

Ha criticado los argumentos de los defensores del diseño inteligente.

Notas

[1] Tomando de la exposición que de Empédocles hace Aristóteles en *Sobre la naturaleza*. < <

[2] Un comentario de Lamarck en defensa de esta visión contiene una gran ironía evolutiva. Señaló que una versión de su teoría existía ya como proverbio: «*Los hábitos forman una segunda naturaleza*». Pues «*si los hábitos y la naturaleza de cada animal no variasen nunca, el proverbio habría sido falso y nunca habría llegado producirse, ni habría sido preservado en caso de que a alguien se le hubiese ocurrido*» (1809/2011, 114). < <

[3] Un comentario en una carta de William James de 1883 capta, con el estilo único de James, un aspecto de la mente de Darwin que dio tanta fuerza a su obra: Darwin tenía tendencia a evitar las abstracciones y considerar «las cosas concretas en la plenitud de sus peculiaridades y con todas las consecuencias que puedan extraerse de ello» (Skrupselis 2007, p. 747). < <

[4] Ernest Rutherford, el hombre que dividió el átomo, presuntamente dijo que «toda ciencia sólo puede ser una de estas dos cosas: física o coleccionar sellos». Ver también Smart (1959). < <

[5] Tomo este término de Skyrms (1980), uno de los primeros en introducir una idea de este tipo, pero uso el término de un modo distinto. Véase Woodward (2001) acerca de las diferencias dentro de esta familia de términos. < <

[6] Como Mitchell señala, refiriéndose al ejemplo estándar que hemos visto al comienzo de este capítulo, dada la manera en que el oro llega a existir en un universo como el nuestro, no es accidental que nunca se huyan acumulado en un único lugar enormes cantidades [del mismo]. < <

[7] Algunas obras centrales en este sentido son las de Bechtel y Richardson (1993), Glennan (1996) y Machamer *et. al.* (2000). < <

[8] Véase Skipper y Millstein (2005). En las siguientes páginas he recibido la influencia de Levy (2013) y de Matthewson y Calcott (2011). < <

[9] Véase: Giere (1988), Godfrey-Smith (2006), Weisberg (2007b, 2013). < <

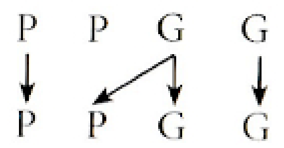
[10] Maynard Smith y Price (1973), Maynard Smith (1982). < <

[11] Para una discusión detallada de estas compensaciones, véase Matthewson y Weisberg (2009). < <

[12] Desde el punto de vista de la lógica, las generalizaciones acerca de casos reales también suelen verse como condicionales: *si algo es una araña, entonces es carnívoro*. Por eso, es habitual distinguir entre varios tipos de condicionales. Un condicional material meramente describe la disposición del mundo real: si algo es una araña, entonces es carnívoro es verdadero en la medida en que no hay arañas que no sean carnívoras. Esto podría ocurrir porque no hubiera arañas en absoluto. Un condicional subjuntivo afirma una conexión entre las dos propiedades que, en cierto sentido, va más allá del hecho de que esas cosas de hecho existan. Pueden expresarse de modo que esto quede resaltado diciendo *si algo fuera una araña, entonces sería carnívoro*. También hay otros tipos de condicionales y las relaciones entre ellos son controvertidas: véase Bennett (2003) y Edgington (2008). Aquí voy a partir de la idea de que hay dos (o más) tipos de generalizaciones científicas, las descritas en el texto, pero sin comprometerme con un tipo concreto de análisis de las mismas desde un punto de vista lógico. < <

[13] Considero la *selección sexual*, que se produce al poseer algunos individuos ciertas características que les permiten más apareamientos que a otros, como un tipo de selección natural, no como algo distinto. < <

[14] Veamos el ejemplo más simple que podemos pensar, que es una modificación de otro propuesto originalmente por Robert Brandon. Supongamos una población de cuatro individuos, dos grandes (G) y dos pequeños (P). Se reproducen asexualmente. Aquí se muestran dos generaciones, con las relaciones progenitor-descendencia representadas con flechas:



Hay variación. La descendencia tiene, aunque de un modo imperfecto, a parecerse a sus progenitores. Hay diferencias de éxito reproductivo. Pero la nueva generación es igual que la anterior. Aunque hay herencia, en el sentido de Lewontin, el patrón de herencia mismo empuja desde lo grande hacia lo pequeño. Esto cancela el efecto de las diferencias en éxito reproductivo. < <

[15] Mi argumentación en este párrafo está influida por los comentarios de Andreas Keller. < <

[16] Véase Gillespie (1977), Sober (2001), Abrams (2009). <<

[17] Esta terminología en una modificación de la usada por Karen Neander (1995). < <

[18] Compárese lo que dice De Vries con lo que decía Herbert Spencer en 1864: «Le debemos a él [Darwin] el descubrimiento de que la selección natural es capaz de *producir* una adecuación [*fitness*] entre los organismos y sus circunstancias» (p. 446). < <

[19] Esto es parecido al concepto de *vehículo* de Dawkins (1982). <<

[20] Podemos encontrar en David Hume un momento en el que casi toca esta idea al escribir acerca de los patrones sociales: «Dos hombres que mueven los remos de un bote lo hacen por un acuerdo o convención, aunque ellos no se han prestado jamás una promesa mutua. La regla que concierne a la estabilidad de nuestras posiciones no se deriva menos de las convenciones humanas, que surgen gradualmente y adquieren fuerza en una lenta progresión *por nuestra experiencia repetida de los inconvenientes de no cumplirla* [...]. Del mismo modo todas las lenguas se establecen gradualmente, aunque sin promesa. De igual modo el oro y la plata llegan a ser los tipos comunes de cambio» (1739, Libro III, Parte II, Sección II, cursiva añadida por el autor) [Traducción de Vicente Viqueira, Madrid, Tecnos, 2017]. < <

[21] Gardner y Welch (2011); véase también Dawkins (1986). <<

[22] Se da aquí una intrigante relación entre el problema de la adaptabilidad y el problema de explicar la *verdad* como una propiedad de las representaciones (tratado más en profundidad en Godfrey-Smith 1996). La verdad, como la adaptabilidad, parece ser un tipo de «emparejamiento» abstracto entre muchas representaciones distintas y el mundo, y puede usarse para explicar el éxito. A las personas con creencias verdaderas tiende a irles mejor que a las personas con creencias falsas, incluso cuando sus intereses y proyectos son muy distintos. Pero muchos trabajos recientes en filosofía acerca de la verdad han tendido a deflacionar el concepto de verdad (p. ej., Horwich 1990), ya sea de un modo general, ya sea con respecto a su vinculación con el éxito, haciendo que sea más bien misteriosa la idea de que la verdad sea deseable y constituya un «combustible para el éxito». < <

[23] Otra cita de William James expresando (aunque no apoyando) la primera actitud general: «El hombre ya no da leyes a la naturaleza, sino que las asimila. Ella es quien se mantiene firme y él quien tiene que acomodarse. Es él quien tiene que registrar la verdad, por inhumana que sea, y someterse a ella» (1907, p. 16) [Traducción castellana en Alianza editorial, Madrid, 2000. Prólogo, traducción y notas de Ramón del Castillo]. < <

[24] He sustituido las ecuaciones diferenciales de Lewontin por ecuaciones que expresan diferencias. Ver Godfrey-Smith (2001) para un tratamiento más detallado de los argumentos de Lewontin. <<

[25] Sobre el primer argumento aquí señalado, véase Griffiths y Gray (1994) y Odling-Smee *et al.* (2003). Por lo que concierne al segundo, estoy en deuda con Adam See y Fiona Cowie. < <

[26] En el capítulo 2 he usado el término «mecanismo» en sentido estrecho, restringiéndolo a sistemas que estén *organizados*. En esta sección uso términos como «mecánico» en un sentido más amplio, más habitual históricamente, según el cual incluso sistemas muy desorganizados pueden ser comprendidos «mecánicamente» si todo lo que ocurre en ellos se da mediante causalidad física local. < <

[27] Para la primera concepción, véase Ghiselin (1969, 1997); para la segunda, Wright (1976), Neander (1991), Godfrey-Smith (1994); para la tercera, Dennett (1987, 1995). < <

[28] Este modo de considerar la selección también sugiere cierta conexión con la «mano invisible» de la teoría económica de Adam Smith (1776). También aquí parece haber una conexión de la que Darwin no se percató o sobre la que, al menos, no anotó nada. Pero Darwin sí conocía la obra de Smith; para tratar las conexiones entre Darwin y la escuela escocesa que incluía a Smith, véase Schweber (1977). < <

[29] Esto ha sido expresado por Austin Burt y Robert Trivers (2006) de un modo especialmente llamativo: ya que hay unas 10^{13} células en un cuerpo humano, unas 10^{12} divisiones celulares al día y una tasa de mutaciones por división celular por nucleótido de alrededor de 10^{-9}, «esto implica que cada posible mutación singular de un nucleótido ocurre en nuestro genoma cientos de veces al día y, a lo largo de nuestra vida, toda la gama de enfermedades genéticas mendelianas probablemente surja en un momento u otro en una célula u otra» (p. 421). En la medida en que un organismo sea grande y longevo, será un mosaico genético. <<

[30] Este uso de la idea de «andamiaje» se deriva de un concepto usado por Sterelny (2003). < <

[31] Esto es una versión simplificada de una figura en Godfrey-Smith (2009). Allí se consideran más detalles acerca de estos tres parámetros y la representación espacial de los casos. La figura original fue preparada por Eliza Jewett-Hall. < <

[32] Para una descripción de la diversidad de las comunidades microbianas internas en los humanos, véase Ursell *et al.* (2012). Los asuntos de esta sección se discuten con más detalle en Godfrey-Smith (2013). < <

[33] En Godfrey-Smith (2010) examino con más detalle estas cuestiones acerca de la causalidad. < <

[34] Este marco ha sido desarrollado y utilizado en concreto para la genética por Waters (2007) y Griffiths y Stotz (2013). Lewis (2000) ha desarrollado ideas próximas acerca de los grados de influencia. Véase también Woodward (2000). < <

[35] Parte de lo que he señalado aquí acerca del papel de la acción de los genes en las células tiene excepciones cuando se trata de los virus, de los que hablo ocasionalmente, y también en muchos hongos en los que la organización celular es muy limitada. <<

[36] Para una argumentación detallarla arena de este punto, véase Godfrey-Smith (2000) y Griffiths (2001). < <

[37] Véase Sterelny *et al.* (1996) y los artículos de Oryama *et al.* (2001). < <

[38] Otras versiones de esta argumentación pueden verse en Wimsatt (1980), Sober (1984), Lloyd (1988), Gould (2002). < <

[39] Véase Medin y Atran (1999) y Griffiths (2002). < <

[40] Una defensa clásica de esta postura puede encontrarse en Sokal y Sneath (1963). Para una discusión sobre la fenética y sus objetivos, véase Hull (1970) y Lewens (2012). < <

[41] Sobre estos casos, véase Ridley (2007, cap. 13). < <

[42] Véase, por ejemplo, Okasha (2002, p 196): «Sencillamente no es verdad que haya una propiedad genética que compartan todos los miembros de una especie y de la que carezcan todos los miembros de otras especies». Véase Devitt (2008) para un análisis de estas afirmaciones. < <

[43] Véase Kitcher (1984), Dupré (1999). < <

[44] Acerca de concepciones de este tipo, véanse Ereshefsky (1992, 1998) y Mishler (1999). < <

[45] Para un estudio detallado de esta cuestión véanse Langton y Lewis (1998) y Weatherson (2006). <<

[46] Véanse Okasha (2002), Griffiths (1999). Para ver argumentaciones relacionadas con la que yo sostengo aquí, véase Ereshefsky (2010). < <

[47] Una estrategia X es una *estrategia evolutivamente estable* frente a un rango de alternativas dado (Y, Z…) si no puede ser invadida cuando casi todos los miembros de la población la practican. O bien X es mejor bien al interactuar consigo misma que cualquier alternativa al interactuar con X o bien en caso de que una alternativa Y lo haga tan bien al interactuar con X como X lo hace consigo misma, entonces X lo hace mejor al interactuar con Y de lo que hace Y al interactuar consigo misma (Maynard Smith 1982). < <

[48] Podemos establecer una comparación con organismos modulares como los árboles que, en principio, pueden vivir y crecer indefinidamente, como las sociedades (Jackson *et al.* 1985). < <

[49] OPO no es estable frente a la invasión de TODOC (cooperación Incondicional), aunque TODOC puede invadir OPO sólo mediante «deriva» aleatoria, no por selección. Así que OPO no es una estrategia evolutiva estable en aquellos contextos en los que TODOC sea una de las opciones. Véase la nota 1 en este capítulo. Aquí supongo que el número de intentos es suficiente para que OPO sea ventajoso. < <

[50] Véase Durham (1992), Deacon (1998), Jablonka y Lamb (2005), Tomasello (2009). < <

[51] Se discute este ejemplo en Godfrey-Smith (2012), inspirándose en Rogers y Ehrlich (2008). < <

[52] Véase Gray *et al.* (2007) para un estudio de los árboles y otras estructuras a macroescala en la cultura. <<

[53] Sobre esta analogía, véase Machery (2008), que se la atribuye a Paul Griffiths. < <

[54] La distinción de Mayr es también filosóficamente controvertida; véanse Sober (1980), Lewens (2009), Ariew (2008), Hey (2011). Sobre la historia véanse Winsor (2006), McOuat (2009). < <

[55] El papel de la información como un concepto teórico en biología no debería confundirse con el crecimiento de la «bioinformática», que se preocupa por el uso efectivo de las tecnologías de la Información (ordenadores, almacenamiento de datos, métodos de búsqueda) en el estudio de los sistemas biológicos. < <

[56] La *entropía de Shannon* de una variable aleatoria discreta X que puede tomar valores x_1, x_2, x_3… es
$H(X) = -\Sigma_i P(x_i) Log_2 P(x_i)$
donde $P(x_i)$ es la probabilidad del valor x_i. La *información mutua* entre dos variables X e Y es
$H(X) + H(Y) - H(X,Y)$.
Aquí $H(X,Y)$ es la «entropía conjunta» de X e Y. La información mutua entre dos variables es cero cuando son completamente independientes. < <

[57] Sobre las alarmas, véase Cheney y Seyfarth (1990), para los dos casos de comunicación animal que acabamos de estudiar, véanse Searcy y Nowicki (2006) y Bradbury y Veherencamp (2011). < <

Notas de esta edición digital

[1] Traducción alternativa:

> … philosophy is concerned with “how things in the broadest possible sense of the term hang together in the broadest possible sense of the term.
>
> … la filosofía se ocupa de «cómo las cosas, en el sentido más amplio posible del término, se relacionan entre sí en el sentido más amplio posible del término».

(Nota de esta edición digital) < <

[2] Traducción alternativa:

> … both of them part of the view of philosophy expressed by Sellars in the quote at the start of this chapter.
>
> … ambas son parte de la visión de la filosofía expresada por Sellars en la cita al comienzo de este capítulo.

(Nota de esta edición digital) < <

[3] Las metáforas de las que O'Hara trata en su artículo de 1991 y a las que Godfrey-Smith se refiere son todas del siglo XIX, es decir, contemporáneas de Darwin. (Nota de esta edición digital) < <

[4] Godfrey-Smith dice «a través de la especie» («through the species»). Si es *toda* la especie la que cambia —como dice la traducción— difícilmente habría ramificaciones evolutivas. (Nota de esta edición digital) < <

[5] Parece que Godfrey-Smith da por sentado que el lector deduce que la idea de la adaptación a Darwin le llega a través de Paley pero lo cierto es que le costó su tiempo librarse de la idea de la «adaptación perfecta» para llegar a una que es simplemente «suficiente y provisional» para competir o sobrevivir. (Nota de esta edición digital) < <

[6] Ya existía un acuerdo general en que el registro fósil demostraba una progresión de la vida antes de la publicación de *El origen de las especies*. Véase *Fossils and progress* de Peter J. Bowler. (Nota de esta edición digital) < <

[7] Traducción alternativa:

> … a statement of a law is a true generalization…
>
> … el enunciado de una ley es una verdadera generalización…

(Nota de esta edición digital) < <

[8] Traducción alternativa:

> … a diploid organism […] puts one gene into each sex cell of the two genes that it received at that place in its genome from its own parents…
>
> … un organismo diploide […] pone un gen —de los dos que recibió de sus padres en ese lugar de su genoma— en cada célula sexual…

(Nota de esta edición digital) < <

[9] Traducción alternativa:

> … and cases where particular genes have evolved the capacity to make their way into more than their fair share of sex cells.

> … y casos en los que determinados genes han desarrollado la capacidad de introducirse en más células sexuales de las que les corresponden.

La forma de estar presentes en más del 50% de los gametos —de romper la segregación mendeliana— no es introducirse en más gametos sino evitar la producción de los «otros» gametos. En estos casos se habla de «distorsión meiótica» —distorsión de la segregación mendeliana— o de «impulsión meiótica». El caso más conocido es el ‘distorsionador de la segregación’ (Segregation Distorter, SD) de la *Drosophila melanogaster*, un complejo de genes autosómicos que impide a casi todas las espermátidas que no tengan dicho distorsionador convertirse en gametos. (Nota de esta edición digital) < <

[10] Godfrey-Smith parece referirse a la segunda versión del «dogma», de Watson: ADN→ARN→Proteína. Esta versión la incumplen los virus con ARN como «material genético». Crick sólo dijo que «la transferencia [de información] de proteína a proteína, o de proteína a ácido nucleico, es imposible». Sobre los ácidos nucleicos dijo que «la transferencia de información de ácido nucleico a ácido nucleico [...] puede ser posible». (Nota de esta edición digital) < <

[11] Entiéndase resiliencia o estabilidad como la capacidad de la ley de «permanecer en vigor a pesar de los cambios de circunstancias» (véase «The Resilience of Laws and the Ephemerality of Objects: Can a Form of Structuralism Be Extended to Biology?» de Steven French en *Probabilities, Laws, and Structures* de Dieks, González y otros [editores], p. 189). La resiliencia es aquí más parecida a la flexibilidad de un sistema para seguir funcionando a pesar de un cambio o perturbación que a la capacidad de volver o recuperar un estado inicial. (Nota de esta edición digital) < <

[12] «Machine-like quality»: cualidad de [algo parecido a una] máquina. (Nota de esta edición digital) < <

[13] En la traducción consta *molécula* pero en el original es *cell*. (Nota de esta edición digital) < <

[14] *Aggregative* es el término usado por Godfrey-Smith. Levins usa el adjetivo *aggregate*, agregado. Wimsatt usa el término *aggregative* para las propiedades que agregan. (Nota de esta edición digital) <<

[15] En el *DRAE* de 2014 se incluye el término *modelización* como acción y efecto de *modelizar* («Construir el modelo o esquema teórico de algo»). (Nota de esta edición digital) < <

[16] *Actual*: real. (Nota de esta edición digital) < <

[17] *Pest*: plaga o especie dañina. (Nota de esta edición digital) <<

[18] El texto completo es:

> ¿Puede, entonces, pensarse que es improbable, viendo que indudablemente se han producido variaciones útiles para el hombre, que otras variaciones útiles de alguna manera para cada ser en la gran y compleja batalla de la vida, se produzcan a veces en el curso de miles de generaciones? Si esto ocurre, ¿podemos dudar (recordando que nacen muchos más individuos de los que pueden sobrevivir) que los individuos que tienen alguna ventaja, por pequeña que sea, sobre los demás, tendrían la mejor oportunidad de sobrevivir y de procrear su especie? Por otra parte, podemos estar seguros de que cualquier variación mínimamente perjudicial sería rígidamente destruida. Es a esta conservación de las variaciones favorables y al rechazo de las variaciones perjudiciales, a lo que llamo Selección Natural.

Al final de este párrafo Darwin, en la 5.ª edición, añadirá «o la supervivencia del más apto». (Nota de esta edición digital) < <

[19] *Heritability*: entiéndase como la capacidad de ser heredable. En inglés se diferencia de *heredity* o *Inheritance*, el hecho de la transmisión, la herencia. En esta traducción se habla siempre de herencia aunque Godfrey-Smith se refiera a la capacidad. (Nota de esta edición digital) < <

[20] *A half chance*: la mitad de probabilidades o una probabilidad del 50%. (Nota de esta edición digital) < <

[21] Aquí se traduce *summary* no como sumario sino como informe. (Nota de esta edición digital) < <

[22] *Finalize*: finalizar, acabar. (Nota de esta edición digital) < <

[23] Godfrey-Smith habla de un proceso hacia delante sin previsión (*without foresight*) aunque en la traducción la incapacidad de adivinación se la atribuye a un «nosotros». (Nota de esta edición digital) < <

[24] Parece contradictorio que lo sombrío (*grim*) pueda ser colorido (la traducción más literal de *colorful*). Tal vez *coloured* sea mejor traducirlo como *llamativo* o *impactante*, más acorde con el efecto de la obra de Dawkins en la opinión pública. (Nota de esta edición digital) < <

[25] Traducción alternativa:

> Sometimes variation and selection builds more variation and selection, as in the vertebrate immune system, and sometimes it builds something else.

> A veces, la variación y la selección generan más variación y selección, como en el sistema inmunológico de los vertebrados, y a veces generan algo más.

Nótese que Godfrey-Smith utiliza un singular en la frase final y no un plural que abarque a la variación y la selección. (Nota de esta edición digital) < <

[26] «*Somewhere in the story*»: en algún momento de la historia. (Nota de esta edición digital) < <

[27] «*With respect to this status*»: con respecto a este estatus. (Nota de esta edición digital) < <

[28] *Instance*: entiéndase caso, ocasión, ejemplo. (Nota de esta edición digital) <<

[29] *Committed*: entiéndase que la teoría «está basada en». (Nota de esta edición digital) < <

[30] Entiéndase que la acción es eficaz ante una contingencia ambiental. (Nota de esta edición digital) < <

[31] Entiéndase *para nada* como para alcanzar algún objetivo. (Nota de esta edición digital) < <

[32] *In a theoretically loaded way*: de una manera cargada de teoría. (Nota de esta edición digital) < <

[33] *Feed back*: se retroalimentan. (Nota de esta edición digital) < <

[34] *Runner*: estolón (tallo rastrero o enterrado superficialmente que echa raíces cada cierto trecho). (Nota de esta edición digital) < <

[35] ‘Perfil bajo’ se aplica a lo que no destaca o no llama la atención, a lo discreto. Godfrey-Smith usa el término *low-key*, traducible como discreto aunque aquí es más bien moderado o poco exigente en la definición de individuo. (Nota de esta edición digital) < <

[36] *Weedy*: alga o semejante a un alga. (Nota de esta edición digital) < <

[37] *Hard cases*: casos difíciles. (Nota de esta edición digital) <<

[38] Traducción alternativa:

So white disappeared but then reappeared.

Por lo tanto, el blanco desapareció, pero luego reapareció.

(Nota de esta edición digital) < <

[39] La traducción añade una perífrasis que repite el verbo acabar en la misma frase:

> … «raw» RNA transcripts are often processed into many different finished transcripts for protein synthesis.

> … las transcripciones de ARN «en bruto» a menudo se procesan [se convierten] en muchas transcripciones terminadas diferentes para la síntesis de proteínas.

El ARN «en bruto» es el producto «directo» de la transcripción a la que se somete a un «procesado» (cambios químicos) que dan un producto acabado (o «maduro»), una molécula funcional. (Nota de esta edición digital) < <

[40] Godfrey-Smith dice:

> a function […] from environments to phenotype…

Lo expresa matemáticamente como una «relación» que va (*from*) del conjunto de entornos (*to*) al conjunto de fenotipos (Godfrey-Smith usa el singular *phenotype*).

La forma más frecuente de expresar la relación es decir que el fenotipo varía *en función del* ambiente. (Nota de esta edición digital) < <

[41] *Sensitive*: entiéndase esta sensibilidad como facilidad (o poca resistencia) para ser afectado por el entorno. (Nota de esta edición digital) < <

[42] Godfrey-Smith dice:

> … the idea that genes code for the phenotype of the whole organism.

> … la idea de que los genes codifiquen todo el organismo.

Los genes no «establecen» el código, contienen el código. (Nota de esta edición digital) < <

[43] Traducción alternativa:

> It can be convenient to use «coding for» talk as a shorthand, as a variant on the «gene for» shorthand that is used to tie genes to phenotypic characters they are reliably associated with.
>
> Puede ser conveniente utilizar la expresión abreviada «que codifica [para]» como una variante de la abreviatura «gen de» que se utiliza para vincular los genes a los caracteres fenotípicos con los que están asociados de forma fiable.

(Nota de esta edición digital) < <

[44] Traducción alternativa:

> DNA codes for proteins, and computation-like processes within the cell control gene regulation.
>
> El ADN codifica las proteínas y procesos similares a los de computación dentro de la célula controlan la regulación genética.

(Nota de esta edición digital) < <

[45] *Context-sensitive fitness*: entiéndase en este caso que *sensibilidad* es dependencia del contexto. Es equivalente a «dependiente del contexto». (Nota de esta edición digital) < <

[46] «*Particulate*»: particulado y también sustancia formada por partículas. (Nota de esta edición digital) <<

[47] Parece que Godfrey-Smith no recuerda que dos alelos son, por definición, diferentes y, por definición, están en el mismo lugar en cromosomas homólogos. (Nota de esta edición digital) < <

[48] Godfrey-Smith dice que un transposón LINE *codifica* una molécula. («A LINE transposon codes for an mRNA molecule…»). (Nota de esta edición digital) < <

[49] Traducción alternativa:

> Perhaps when we look at change over a long period in an entire species, genes come into focus and evolution does look like change in allele frequencies.
>
> Tal vez cuando observamos el cambio durante un largo período en una especie entera, los genes se ven con nitidez y la evolución parece un cambio en las frecuencias de los alelos.

(Nota de esta edición digital) <<

[50] *Status*: estatus (palabra admitida por la RAE en 2001). Más adelante, en ocasiones la traducción será estatuto y otras estatus. (Nota de esta edición digital) < <

[51] *Unwanted answers*: repuestas no deseadas. (Nota de esta edición digital) < <

[52] En español las ideas se captan o se plasman. (Nota de esta edición digital) < <

[53] Traducción alternativa:

> That, however, seems to make a lot depend on matters of accident.
>
> Sin embargo, eso parece hacer que mucho dependa de contingencias.

(Nota de esta edición digital) <<

[54] *at a time*: en un momento dado. (Nota de esta edición digital)
<<

[55] *Diagnostic features*: características diagnósticas. (Nota de esta edición digital) < <

[56] *A «genetic cluster» analysis of species*: un análisis de «agrupamiento genético» de las especies. (Nota de esta edición digital) < <

[57] Traducción alternativa:

… between these species concepts, many of which make good sense but employ very different criteria.

… entre estos conceptos de especie, muchos de los cuales tienen sentido pero emplean criterios muy diferentes.

(Nota de esta edición digital) < <

[58] *Instances*: ejemplos o casos. En filosofía se usa el término y su forma verbal instanciar o instanciarse (representar por ser ejemplo o un caso, ejemplificar). (Nota de esta edición digital) < <

[59] Traducción alternativa:

> Talk of sets, sums, and properties are three ways that we humans have of picking out structure in the world.
>
> Hablar de conjuntos, sumas y propiedades son tres formas que tenemos los humanos de distinguir estructuras en el mundo.

(Nota de esta edición digital) < <

[60] *Loaded word*: entiéndase palabra cargada de connotaciones más allá de su significado. (Nota de esta edición digital) < <

[61] Entiéndase defección, más próxima ala traición a la deserción. (Nota de esta edición digital) < <

[62] En inglés «*tit for tat*» (TFT), que se hace generalmente equivalente a *toma y daca* entendiendo que hay intercambio equivalente, lo que se da es del mismo signo (y en el mismo grado también) que lo recibido. (Nota de esta edición digital) < <

[63] Entiéndase partida o tirada en un juego que se repite. *Trial*, prueba o ensayo en el original. (Nota de esta edición digital) < <

[64] Traducción alternativa:

… though only if there are differences in the frequency of altruism across these groups.

… aunque sólo si existen diferencias en la frecuencia del altruismo entre estos grupos.

(Nota de esta edición digital) <<

[65] *Positive assortment*: agrupación (o clasificación) positiva. (Nota de esta edición digital) <<

[66] Skyrms recuerda que el apareamiento selectivo es un caso de interacción correlacionada. (Nota de esta edición digital) < <

[67] *Total assortment*: agrupamiento total. (Nota de esta edición digital) < <

[68] Traducción alternativa:

It is hard to work out exactly what the relation amounting to «reproduction» here involves…

Es difícil determinar con exactitud qué implica aquí la relación que equivale a «reproducción»…

(Nota de esta edición digital) < <

[69] *Get a handle on*: llegar a comprender o conocer. (Nota de esta edición digital) <<

[70] Traducción alternativa:

> … in a species like ours, there is a set of stable features set by internal causes, and the environment perturbs these features and introduces variability.

> … en una especie como la nuestra hay un conjunto de características estables determinadas por causas internas, y el entorno perturba esas características e introduce variabilidad.

En la traducción hay dos agentes causales, «las causas internas» y el medio ambiente, del que se dice que es «causante de sus perturbaciones y de la introducción de variabilidad». ¿Es el medio ambiente el causante de la variabilidad o lo son las «causas internas»? (Nota de esta edición digital) < <

[71] En español idiosincrasia en español se limita «al individuo o de una colectividad» (véase la definición de la RAE). Su aplicación a las circunstancias para decir que son peculiares o singulares es una acepción de la *idiosyncrasy* anglosajona. (Nota de esta edición digital) < <

[72] *Weather*: entiéndase tiempo meteorológico; las ‘condiciones climáticas’ son ‘valores meteorológicos’ estadísticos, no de un momento dado. (Nota de esta edición digital) < <

[73] Entiéndase aquí señalización como emisión de señales y no sólo su colocación (según la definición de la RAE). No se suele usar en estos caso el verbo ***señalar*** como sinónimo de ‘emitir señales’ (y menos aún ‘señalación’ —como equivalente a señalización—). (Nota de esta edición digital) <<

[74] Según Dawkins «Los genes de una especie pueden contemplarse como una descripción de mundos ancestrales, un “Libro genético de los muertos”». (Nota de esta edición digital) < <

[75] En la traducción falta el texto de una nota a pie de página que, no obstante, se numera como la cuarta nota del capítulo.

> Once we are looking at the level of cells, the idea of sending information across generations to a new organism becomes problematic. At the cellular level there is continuity of living cells, across mother and offspring. DNA persists across cell division and replication, entering new contexts. “When does human life begin? Never, for it is part of an unbroken series of generations that goes back to Darwin’s warm little pond” (Ghiselin 1997, p. 1).

> Una vez que analizamos el nivel de las células, la idea de enviar información a través de generaciones a un nuevo organismo se vuelve problemática. A nivel celular hay continuidad de células vivas, a través de la madre y la descendencia. El ADN persiste a través de la división y replicación celular, entrando en nuevos contextos. «¿Cuándo comienza la vida humana? Nunca, porque es parte de una serie ininterrumpida de generaciones que se remonta al pequeño estanque cálido de Darwin» (Ghiselin 1997, p. 1).

(Nota de esta edición digital) <<

[76] En el original *Write-inactivate*, escritura-desactivación. (Nota de esta edición digital) < <

[77] La editorial es Espasa. Miraguano publica otra traducción (sin traductor conocido) con el título *Viaje de un Naturalista Alrededor del Mundo*. Tampoco las ediciones españolas se correspondan con la edición de 1839 del *Journal and Remarks*. (Nota de esta edición digital) < <

[78] La obra original es de 1950 y se titula *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. (Nota de esta edición digital) < <

[79] El título exacto es *Re-Engineering Philosophy for Limited Beings: Piecewise Approximations to Reality*. (Nota de esta edición digital) < <